SÉRIE A N° 4393

N° D'ORDRE
5242

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ALTES JACQUES

1re THÈSE. — ÉTUDE COMPARÉE DES VARIANTS SEXUELS ABDOMINAUX CHEZ QUELQUES PAGURES.

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.
ÉTAT ACTUEL DE NOS CONNAISSANCES SUR LES LIRIOPSIDAE.

Soutenues le *devant la Commission d'examen.*

---

29 AVR. 1966

MM. TEISSIER, *Président.*
LAMOTTE, BOCQUET } *Examinateurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

15, QUAI ANATOLE-FRANCE, PARIS-7e

—

1965

SÉRIE A N° 4393

N° D'ORDRE
5242

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ALTES JACQUES

1re THÈSE. — Étude comparée des variants sexuels abdominaux chez quelques Pagures.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.
État actuel de nos connaissances sur les Liriopsidae.

Soutenues le *devant la Commission d'examen.*

MM. TEISSIER, *Président.*
LAMOTTE, BOCQUET } *Examinateurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

15, QUAI ANATOLE-FRANCE, PARIS-7e

1965

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen..... M. ZAMANSKY

PROFESSEURS

G. JULIA..... T Analyse supérieure et algèbre supérieure.
PRENANT ..... T Anatomie et Histologie comparée.
GRASSÉ ..... T Évolution des êtres organisés.
PREVOST ..... T Chimie organique.
WYART..... T Minérolo et Cristal.
TEISSIER ..... T Zoologie.
MANGENOT ..... T Biol. Végét. (Orsay).
AUGER ..... T Physique quantique et relativité.
MONNIER ..... T Physiologie générale.
PIVETEAU ..... T Paléontologie.
ROCARD ..... T Physique (ENS).
CARTAN ..... T Mathématiques (ENS).
LAFFITTE ..... T Chimie générale.
FAVARD ..... T Géométrie supérieure.
COULOMB ..... T Physique du globe.
Mlle COUSIN..... T Biol. animale (SPCN).
CHRETIEN ..... T Chimie minérale.
DRACH ..... T Zoologie.
KASTLER ..... T Physique ENS.
EPHRUSSI..... T Génétique.
RIVIÈRE ..... T Géol. SPCN et Sédinentologie (Orsay).
GAUTHERET..... T Biologie Vég. (PCB).
LUCA R..... T Recherches Physiques.
THOMAS A..... T Biologie cellulaire.
ARNULF ..... T Optique appliquée.
MORAND..... T Physique Enseignement.
SOLEILLET ..... T Physique (PCB).
FORTIER..... T Mécanique Exp. des Fluides.
PETIT ..... T Biologie maritime.
QUENEY ..... T Météor. et dynamique atmosphérique.
GALLIEN ..... T Embryologie.
EICHHORN ..... T Botanique.
DE CUGNAC..... T Biologie Vég. (SPCN).
Mlle CAUCHOIS.... T Chimie Physique.
THELLIER ..... T Physique du globe.
L'HERITIER..... T Biol. générale (Orsay).
GRIVET..... T Radioélectricité (Orsay).
PONCIN ..... T Mécanique générale.
DUBREIL ..... T Arithm. et Théorie des Nombres.
QUELET ..... T Chimie organique.
CAGNIARD ..... T Géophysique appliquée.
CHAMPETIER ..... T Chimie macromolécul.
CUVILLIER ..... T Micropaléontologie.
JUNG ..... T Géologie.
TRILLAT ..... T Miscroscopie et diffraction électro.
WIEMANN ..... T Chimie organ. et struc.
JACQUINOT ..... T Spectroscopie et Phys. céleste (Orsay).
VASSY ..... T Physique de l'Atmosph.
DESTOUCHES ..... T Théorie Physiques.
AMIEL ..... T Chimie générale.
HOCART ..... T Minéralo et Cristallo.
J. P. MATHIEU... T Physique Optique.
COUTEAUX ..... T Cytologie.
MAY ..... T Zoologie (Orsay).
CHOQUET ..... T Théorie des fonctions et Topologie.
FELDMANN ..... T Biologie végét. marine.
GUINIER..... T Physique des Solides (Orsay).
JOST ..... T Physiologie comparée.
FORTET ..... T Calcul des Probabilité et Phys. mathémat.
SCHWARTZ ..... T Calcul diff. et Intégral.
CHOUARD ..... T Physiologie végétale.
MALAVARD..... T Aviation (Tech. Aéron.
BRELOT ..... T Calcul diff. et Intégr.
NORMANT..... T Synthèse organique.
BENARD ..... T Chimie minérale.
BUVAT ..... T Botanique (ENS).
DUGUE ..... T Statistiques Mathém.
SOULAIRAC..... T Psychophysiologie.
ULRICH ..... T Physiol. Vég. Appliq.
MARECHAL..... T Optique théor. et Appli.
KIRRMANN..... T Théories chimiques.
CHADEFAUD..... T Botanique.
Mlle LE BRETON.. T Physiol. de la Nutrit.
LELONG ..... T Application de l'analyse à la géométrie.
DEVILLERS ..... T Anatomie et Hist. Compar.
EHRESMANN ..... T Topologie Algébrique.
FRANCON ..... T Physique (SPCN).
GLANGEAUD ..... T Géographie Phys. et Géol.
GODEMENT ..... T Mathématiques (MGP).
PISOT ..... T Tech. Math. de la Phys.
ROCH ..... T Géologie.
SCHATZMANN ..... T Astrophysique.
TERMIER ..... T Géologie générale.
ZAMANSKY..... T Mathématiques générales.
LENNUIER..... T Physique (MGP).
RIZET ..... T Génétique (Orsay).
ROUTHIER..... T Géologie appliquée.
Mme TONNELAT... T Physique théorique
DIXMIER ..... T Mathématiques (MPC).
SOUCHAY ..... T Chimie générale.
AIGRAIN..... T Électrotechnique générale.
BRUSSET ..... T Chimie systématique.
M. LEVY..... T Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
Mme CHAIX..... T Chimie biologique
Mme HUREL-PY.. T Biologie végét. (PCB).
PIAUX ..... T Chimie (MPC).
BRUN ..... T Mécanique théorique des fluides.
LEDERER ..... T Chimie biolog. (Orsay).
Mme DUBREUIL... T Mathématiques (Agrég.).
Mme LELONG..... T Mathématiques II (ENS).
SELLAIR ..... T Géologie (SPCN).
COTTE..... T Physique électricité.
DUBOIS J. E..... T Chimie organique.
LAMOTTE ..... T Zoologie (ENS).
MICHEL A..... T Chimie minérale (Orsay).
OLMER ..... T Énergétique générale
ROUAULT ..... T Électricité (Orsay).
GAUTHIER ..... T Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ..... T Chimie Physique
BROSSEL..... T Physique atomique.
BUSER ..... T Physiologie comparée.
CAMUS ..... T Physiologie Vég. (Orsay).
CASTAING..... T Physique II Thermo. (Orsay).
CURIEN ..... T Minéralo et cristallo.
MOYSE ..... T Physiol. Végét. (Orsay).
NOIROT ..... T Évolution des Êtres Org.
PANNETIER ..... T Chimie générale.
POSSOMPES ..... T Zoologie.
PULLMANN ..... T Chimie quantique.
TEILLAC ..... T Physique Nucl. et Radioactivité (Orsay).
TONNELAT ..... T Biol. Physico-Chim. (Orsay).
VILLE ..... T Économétrie.
WILLEMART ..... T Chimie PCB.
DODE ..... T Chimie (Orsay).
FREYMANN ..... T Recherches Physiques.
GUINOCHET ..... T Biol. Vég. SPCN (Orsay).
ROLLET ..... T Chimie minérale.
Mlle JOSIEN ..... T Chimie SPCN.
CHEVALLEY ..... T Géométrie algéb. et théorie des groupes.
ARNOULT ..... T Électronique (Orsay).
CHAPELLE ..... T Physique I (Orsay).

Delange	T	Mathématiques I (Orsay).
Deny	T	Mathématique Géné. (Orsay).
Germain	T	Mécanique théor. des fluides.
Lucas G.	T	Géologie.
Allard	T	Chimie Physique.
Berthelot	T	Phys. des particules Fondamentales (Orsay).
Bricard	T	Météor. et Physique de l'Atmosphère.
Mme Albe-Fessard	T	Psycho-physiol.
Friedel	T	Physique des solides. (Orsay)
M. Julia	T	Études des Moléculaires complexes.
Lender	T	Biol. Animale SPCN (Orsay).
Magat	T	Physico-Chimie des radioéléments
Mlle Quintin	T	Électrochimie.
Monod	T	Chimie du métabolisme.
Benoit	T	Physiol. animale (Orsay).
De Possel	T	Analyse numérique.
Charlot	T	Chimie analytique.
Lemée	T	Écologie Vég. (Orsay).
Guerin	T	Chimie MPC (Orsay).
Chatelet M.	T	Chimie PCB.
Jean	T	Physique Nucl. (Orsay).
Mattler	T	Physique SPCN.
Bergerard	T	Zoologie (Orsay).
Bertein	T	Électronique (Orsay).
Bouissières	T	Radiochimie
Mme Couture	T	Thermo. et Méca. Physique.
Ellenberger	T	Géologie des grandes régions du globe.
Franc	T	Biologie animale PCB.
Schnell		Botanique tropicale.
Stolkowski	T	Physiologie végétale.
Acher	T	Chimie Biologique.
Baudoin		Biologie animale PCB.
Beaumont		Biologie animale SPCN.
Blamont	T	Géophysique-ionosphère.
Bourreau	T	Botanique.
Curie D.		Physique MGP.
Durand-Delga	T	Géologie.
Freon	T	Chimie organique (Orsay).
Heller	T	Physiol. végétale.
Tortrat	T	Calcul des Probabilités.
Cailleux	T	Géologie (SPCN).
Magnan	T	Physique SPCN.
Daudel	T	Mécanique ondulatoire appli. à la chimie Théor. et à la Phys. Nucléaire.
Mlle Fourchoy		Biologie végét. SPCN.
Mme Choquet-Bruhat	T	Mécan. Analytique et Méca. céleste.
Mlle Veil	T	Physiologie générale.
Lwoff	T	Microbiologie.
Siestrunckl	T	Mécan. Phys. et Expérim.
Lacombe	T	Métallurgie des métaux Nucléaire (Orsay).
Brochard	T	Physique PCB (Orsay).
Cabannes	T	Mécanique générale.
Lesieur	T	Mathématiques I (Orsay).
Mazet	T	Méca. générale (Orsay).
Caire		Géographie phys. et Géol. Dynamique.
Comolet	T	Mécanique des Fluides.
Coraboeuf	T	Physiol. animale (Orsay).
Delloue		Physique de l'exosphère.
Gorenflot		Botanique II (Orsay).
Houillon		Biologie animale PCB.
Jullien J.		Chimie SPCN (Orsay).
Malgrange	T	Technique Math. de la Physique (Orsay).
Olivier		Antropologie.
Nozeran	T	Botanique II (Orsay).
Blanc-Lapierre	T	Phys. ENS (Orsay).
Chevaugeon	T	Botanique (Orsay).
Kahane	T	Mathématiques (Orsay).
Samuel	T	Mathématiqu. ENS fémini.
Kourganoff	T	Astronomie (Orsay).
Thiry	T	Mécanique céleste.
Abeles		Physique SPCN.
Amat	T	Physique PCB.
Auboin	T	Géologie.
Mme Benoit-Gueutal	T	Phys. Nucléaire et radioactivité (Orsay).
Bougis		Biologie marine (Villefranche-sur-Mer).
Bruhat	T	Mathématiques MPC.
Brunn	T	Géologie historique (Orsay).
Chabbal	T	Physique MGP (Orsay).
Deheuvels	T	Mathématique Propé.
D'Espagnat	T	Physique théorique (Orsay).
Furon	T	Géologie SPCN.
Mme Gans	T	Génétique.
Geneves		Biologie végétale PCB.
Guilbert		Physique (CUS Orléans).
Hupe	T	Pétrographie.
Hollande	T	Biologie générale.
Lions	T	Analyse numérique
Maitte	T	Chimie PCB.
Meyer		Physique propédeutique.
Nicolas		Géologie appliquée.
Panigel		Biologie générale.
Ravier		Pétrographie.
Roseau	T	Méca. théor. des fluides.
Roubine	T	Électronique.
Silber	T	Chimie PCB.
Uebersfeld	T	Électronique.
Yvon	T	Théories Physiques.
Hervé	T	Mathématiques.
Neron	T	Mathémat. MPC (Orsay).
Mme Pecker-Wimel	T	Astrophysique.
Balkansky		Physique MPC.
Le Corre	T	Électricité.
Delcroix	T	Physique théorique (Orsay).
Gourdin		Phys. Théor. des Hautes-Énergie (Orsay).
Lehmann	T	Phys. Exp. des Hautes-Énergies (Orsay).
Nataf	T	Physique nucléaire et radioactivité (Orsay).
Echalier		Biologie animale PCB.
Barraud		Physiologie cellulaire.
Lioret		Physiologie végét. (Orsay).
Dars		Géologie struc. et Géol. appliquée.
Camefort	T	Botanique (agrégation).
Vichniewsky	T	Mécanique industrielle.
Blaquière		Électronique (Orsay).
Arnous	T	Physique théorique.
Tatibouet		Chimie (CSU Orléans).
Malliavin	T	Mathématique propé. (Orsay).
Gaudemar		Chimie Propéd.
Perez y Jorba		Phys. Exp. des Hautes-Énergies (Orsay).
David	T	Chimie (Agrég. Orsay).
Brousse	T	Mécanique théorique.

Le secrétaire égnéral.... R. Poullain.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544321_0038

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 106, p. 187 à 377.
le 21 Février 1966.

ÉTUDE COMPARÉE DES VARIANTS SEXUELS ABDOMINAUX CHEZ QUELQUES PAGURES

PAR

Jacques ALTES

SOMMAIRE

Avant-propos 189

Chapitre I. — Techniques utilisées 191

A) Méthodes statistiques 191
B) Techniques de mesure et moyens de calcul 199

Chapitre II. — La différenciation sexuelle abdominale chez les Pagures (généralités) .. 201

Chapitre III. — *Clibanarius erythropus* (Latreille), 1818. Systématique, anatomie et biologie (généralités) 204

A) Position systématique et répartition géographique 204
B) Morphologie abdominale 205

Chapitre IV. — Les premiers stades de la différenciation sexuelle morphologique chez *Clibanarius erythropus* 208
A) Généralités 208
B) Croissance des variants sexuels 209
C) Les premiers stades femelles 211

Chapitre V. — Les équilibres morphologiques abdominaux chez *Clibanarius erythropus* femelle. 213

A) Choix des mensurations 213
B) Analyse factorielle 215
C) Les équilibres morphologiques abdominaux 218
D) Variabilité intrinsèque des pléopodes 220

Chapitre VI. — Les populations naturelles de *Clibanarius erythropus* 222

A) Écologie et problèmes d'échantillonnage 222
B) Les divers types de populations naturelles 223

Chapitre VII. — Étude de la population de femelles ovigères dans une station du Cap Corse (Centuri) pendant l'été 1960 229

A) Équilibres morphologiques chez les femelles immatures 229
B) Équilibres morphologiques chez les femelles préovigères 231
C) Équilibres morphologiques chez les femelles ovigères 232
D) Évolution de la population de femelles ovigères 233

Chapitre VIII. — *Diogenes pugilator* (Roux), 1828. Systématique, anatomie et biologie (généralités) 243

A) Position systématique et répartition géographique 243
B) Identité spécifique des populations atlantiques et méditerranéennes 244
C) Morphologie abdominale 245

Chapitre IX. — Équilibres morphologiques abdominaux chez *Diogenes pugilator* femelle..... 249

A) Matériel utilisé. Choix des mensurations..... 249
B) Femelles préovigères..... 250
C) Femelles ovigères de la Méditerranée..... 252
D) Femelles ovigères de l'Atlantique..... 254

Chapitre X. — Variation et équilibres morphologiques abdominaux chez les Pagures mâles. 259

A) Variation abdominale chez *Clibanarius erythropus* mâle..... 260
B) Variation abdominale chez *Diogenes pugilator* mâle..... 275

Chapitre XI. — Action des parasites chez *Clibanarius erythropus* (Latreille)..... 284

A) Les Crustacés parasites de *Clibanarius erythropus*. Généralités..... 284
B) Action de *Septosaccus rodriguezi* sur *Clibanarius erythropus*..... 286
C) Étude biométrique des structures abdominales chez *Clibanarius erythropus* parasité par *S. rodriguezi*..... 291

Chapitre XII. — Action des parasites chez *Diogenes pugilator* (Roux)..... 317

A) Les Crustacés parasites de *Diogenes pugilator*. Généralités..... 317
B) Action de *Septosaccus cuenoti* sur *Diogenes pugilator*..... 321
C) Étude biométrique des structures abdominales chez *Diogenes pugilator* parasité par *S. cuenoti*. 327

Chapitre XIII. — Données sommaires sur les équilibres morphologiques abdominaux chez divers Pagurinés et Diogeninés..... 349

A) *Calcinus ornatus* (Roux)..... 349
B) *Paguristes oculatus* (Fabricius)..... 350
C) *Dardanus arrosor* (Herbst)..... 352
D) *Pagurus prideauxi* Leach..... 355

Chapitre XIV. — Les diverses modalités du développement des pléopodes..... 358

A) Pléopodes ovigères..... 358
B) Le pléopode 5 : variation et relations avec les équilibres morphologiques..... 362

Chapitre XV. — Les équilibres morphologiques abdominaux : résumé et essai d'interprétation..... 365

AVANT-PROPOS

Les travaux classiques et déjà anciens de Ch. Pérez (1932-1935) sur le développement post-larvaire et la différenciation sexuelle morphologique chez *Pagurus bernhardus* et quelques espèces voisines, ont montré que les Pagures présentent, dans les premiers stades post-larvaires, des pléopodes semblables dans les deux sexes et dont la morphologie et la chétotaxie sont du type masculin. Chez les femelles, ces appendices n'acquièrent une morphologie et une chétotaxie féminines que progressivement au cours de la croissance des individus.

J'ai pu refaire les mêmes observations sur divers Pagures méditerranéens et, en particulier, sur *Clibanarius erythropus* (Latreille). Chez les jeunes femelles, les pléopodes sont sensiblement identiques à ceux des mâles, puis lors du développement ovarien, ces appendices subissent une forte augmentation de taille accompagnée de diverses transformations morphologiques : renforcement considérable des cavités coxales et de la musculature du basipodite, élongation des rames endo-et exopodiales, et transformation de leur chétotaxie.

Chez *Pagurus bernhardus*, ces transformations sont progressives et assez étroitement liées à l'augmentation de la taille des individus. A tous les stades de croissance, la corrélation entre taille des individus et dimensions de leurs pléopodes est élevée. On peut admettre, en première approximation, que les dimensions des pléopodes sont liées à la taille générale des individus par une simple relation de croissance allométrique.

Chez *Clibanarius erythropus*, on observe des phénomènes nettement plus complexes. Chez les femelles de cette espèce, les dimensions des pléopodes sont très variables ; bien que la différenciation sexuelle de ces appendices se manifeste assez précocement, la plus grande partie de leur élongation a lieu assez tardivement, en un nombre restreint de mues et demeure, même chez les individus ovigères, très irrégu-

lière. Le simple examen de quelques femelles de même taille montre que les dimensions des pléopodes sont d'autant plus importantes que le développement ovarien est plus avancé. Si l'on considère des individus ovigères, on constate de même une corrélation évidente entre le volume des pontes et le développement des pléopodes qui les portent. Les variants sexuels féminins que sont les pléopodes ovigères, présentent donc, à tous les stades de la croissance et du cycle reproducteur, un degré de féminisation variable. La constatation de ce fait a été le point de départ de ce travail, consacré essentiellement à l'étude de la variation des structures abdominales et des équilibres morphologiques qui s'y manifestent, chez les adultes de quelques espèces de Pagures.

Avant d'exposer les résultats de mes recherches je tiens à exprimer ma profonde reconnaissance à mon maître, M. le Professeur M. Abeloos qui, il y a douze ans, décida de ma vocation de zoologiste en me confiant un poste de préparateur dans son laboratoire.

J'exprime toute ma reconnaissance à M. le Professeur G. Teissier qui a parrainé mes recherches au C.N.R.S., pour ses conseils et pour l'intérêt qu'il a toujours porté à mon travail.

J'adresse tous mes remerciements à M. le Professeur M. Lamotte et à M. le Professeur C. Bocquet qui ont accepté d'examiner ce mémoire et d'en assurer la publication.

Chapitre I

TECHNIQUES UTILISÉES

A) Méthodes statistiques.

Au cours de ce travail, j'ai utilisé diverses méthodes statistiques élémentaires (calculs de moyennes, écart type, coefficients de régression et de corrélation ; estimations et intervalles de confiance de ces paramètres, test de χ^2, etc...). Toutes ces méthodes étant bien connues et d'un usage courant en biologie, je n'en exposerai pas les principes ici. Je mentionnerai seulement, que, pour la représentation graphique des distributions de fréquence, j'ai, en général et contrairement à l'usage le plus courant, renoncé à l'emploi des histogrammes pour utiliser les polygones de fréquence plus faciles à superposer sur un même diagramme.

En plus de ces techniques élémentaires, j'ai fait un usage systématique de l'analyse factorielle. Ces méthodes étant moins couramment utilisées, du moins en biométrie, j'exposerai brièvement leurs principes, sans toutefois entrer dans le détail des calculs nécessaires.

a) *L'analyse factorielle : principes généraux.*

L'analyse factorielle est une méthode, ou un ensemble de méthodes destinées à faciliter l'interprétation et la classification de données expérimentales. Les méthodes factorielles ont été initialement élaborées et développées par des psychologues (en particulier C. Spearman, L. L. Thurstone, H. G. Thompson, C. Burt, W. Ledermann) pour interpréter les résultats des tests psychologiques. Le champ d'action de l'analyse factorielle ne se limite pas à la psychométrie, mais peut, semble-t-il, être étendu de façon fructueuse à la biométrie ou à la mor-

phométrie et, de façon générale, à tous les domaines où l'on a à considérer simultanément de nombreuses variables en corrélation les unes avec les autres.

Le point de départ de toute analyse factorielle concernant n variables est l'ensemble des $n\ (n\text{-}1)/2$ coefficients de corrélation (ou intercorrélations) calculés à partir de ces n variables prises deux à deux. Ces coefficients sont présentés généralement sous forme d'une matrice carrée $n \times n$ d'élément général r_{ij}. Cette matrice est symétrique par rapport à sa diagonale principale puisque $r_{ij} = r_{ji}$. Les éléments diagonaux r_{ij} avec $i = j$ sont les autocorrélations ou corrélation de chaque variable avec elle-même. Les autocorrélations sont par définition égales à 1, mais pour les besoins de l'analyse, on peut avoir à les remplacer par des valeurs estimées (communautés) inférieures à 1.

J'envisagerai rapidement les idées et principes directeurs de l'analyse factorielle, tels qu'on peut les trouver exposés dans les manuels classiques de G. H. Thompson (l'analyse factorielle des aptitudes humaines) ou de L. L. Thurstone (Multiple factor Analysis) et, de façon élémentaire, dans le manuel de J. M. Faverge (Méthodes statistiques en psychologie).

b) *Transformation de variables corrélatives en variables indépendantes.*

Si l'on prend n mensurations bien définies sur chacun des N individus d'une même population, on constate très généralement que ces n variables ne sont pas indépendantes et présentent entre elles des corrélations plus ou moins fortes et le plus souvent positives. Il peut être intéressant, pour certaines utilisations de ces variables, de les remplacer par des variables indépendantes. Soit n variables $x_1, x_2, \ldots x_i, \ldots x_n$ corrélatives à transformer en un nombre égal de variables y_j au moyen des relations linéaires suivantes :

$$
\begin{aligned}
x_1 &= k_{11}y_1 + k_{12}y_1 + \ldots + k_{1i}y_i + \ldots + k_{1n}y_n \\
x_1 &= k_{21}y_1 + \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots + k_{2n}y_n \\
&\ldots\ldots \\
x_i &= k_{i1}y_1 + \ldots\ldots\ldots + k_{ij}y_j + \ldots + k_{in}y_n \\
&\ldots\ldots \\
x_n &= k_{n1}y_1 + \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots + k_{nn}y_n
\end{aligned}
$$

Si les x_i et les y_j sont des variables réduites (σ = I et m = o) il est facile de démontrer que, pour que les variables y_j soient indépendantes, il suffit que les égalités suivantes soient réalisées :

$$\text{a)} \qquad \sum_{j=1}^{n} k^2_{ij} = 1$$

$$\text{b)} \qquad \sum_{j=1}^{n} k_{ij}\, k_{i'j} = r_{x_i x_{i'}} \qquad \text{avec } i \neq i'$$

La première égalité a) correspond à n relations distinctes. La seconde égalité b) correspond à n (n-1)/2 relations distinctes puisque $r_{x_i x_{i'}} = r_{x_{i'} x_i}$. Les n^2 inconnues (k_{ij}) sont donc unies par n (n + 1)/2 relations. Le nombre de relations étant plus faible que celui des inconnues, il est donc toujours possible de transformer n variables en corrélation en n variables indépendantes et ce, d'une infinité de façons.

On peut, dans certains cas, et en particulier dans divers problèmes de classification ou dans la recherche des « distances morphométriques » (D^2) utiliser des séries quelconques de variables indépendantes, sans rien exiger d'autre que la simplicité des calculs permettant de les obtenir à partir des variables expérimentales en corrélation.

Le problème factoriel dérive de l'introduction, dans la recherche de telles transformations, d'un certain nombre de conditions supplémentaires permettant d'obtenir des solutions particulières. On recherche, en particulier, les transformations pour lesquelles la variable y_1 est la plus importante possible ou, de façon plus générale, les transformations donnant un nombre minimum h de variables suffisamment importantes pour qu'en pratique les n-h autres puissent être négligées. Selon la façon dont on définira l'importance d'une variable, on sera conduit à des solutions quelque peu différentes du problème factoriel.

c) *Les composantes principales : transformation d'*Hotelling.

La solution théorique la plus correcte est celle dite des composantes principales. Le principe en est le suivant. Dans l'espace n-dimensionnel des x_1, x_2,...x_n, chaque individu est représenté par un point M_l de coordonnées x_{l_1}, x_{l_2},...x_{l_n}. Les N individus d'une population sont donc représentés par un « nuage » de N points affectant en général la forme d'un ellipsoïde à n dimensions. On détermine un axe passant par le centre

de gravité O du nuage et tel, que si M'_l est la projection orthogonale de M_l sur cet axe, on ait :

$$\sum_{l=1}^{N} \overline{OM'_l}^2 \quad \text{maximum}$$

On détermine alors un second axe orthogonal au premier et pour lequel on ait de même, M''_l étant la projection orthogonale de M_l sur cet axe :

$$\sum_{l=1}^{N} \overline{OM''_l}^2 \quad \text{maximum}$$

et ainsi de suite, en déterminant n axes orthogonaux de moins en moins « importants ». Les cosinus directeurs de ces axes sont les coefficients de la transformation d'Hotelling. Les nouvelles variables sont appelées composantes principales. Une méthode de recherche arithmétique, par itération, des coefficients (ou saturations) des composantes principales a été donnée par Hotelling (1933).

On peut supposer que les nouvelles variables ou « facteurs » orthogonaux correspondent à des entités biologiques ou psychologiques plus fondamentales que les variables expérimentales qui ont servi à établir la table des corrélations. Néanmoins, ces facteurs offrent l'inconvénient de changer quand on ajoute de nouvelles variables.

d) *Méthode de sommation simple.*

Dans ces méthodes l'importance d'une variable est mesurée par la somme de ses coefficients :

$$S(y_i) = k_{1i} + k_{2i} + \ldots\ldots + k_{ni}$$

et non, comme dans la méthode précédente, par la somme des carrés de ses coefficients.

La transformation cherchée doit rendre $S(y_1)$ maximum, puis $S(y_2)$ maximum, et ainsi de suite, l'importance des variables successivement « extraites » décroissant rapidement. On peut démontrer qu'à chaque étape il existe une infinité de solutions pour lesquelles $S(y_i)$ est maximum. Les procédés de calcul de Burt ou de Thurstone fournissent une solution particulière (solution « centroïde »).

e) *Les équations factorielles.*

Les transformations ci-dessus dont les résultats, quelle que soit la méthode utilisée, sont en pratique assez voisins, permettent d'exprimer n variables x_i en corrélation, sous forme de combinaisons linéaires de n variables y_i indépendantes, les transformations adoptées étant telles que l'ordre de grandeur des coefficients de y_1, y_2, y_3..., etc. décroît rapidement, rendant un certain nombre ou même la plupart de ces variables négligeables dans l'expression des x_i. On peut encore diminuer le nombre de variables ou « facteurs » orthogonaux « significatifs » en abandonnant la condition a) énoncée dans le paragraphe b) et en ne conservant que la nécessité de rendre compte des intercorrélations $r_{x_i x_j}$. On est ainsi amené à remplacer les équations de transformation par des relations ou équations factorielles du type suivant.

$$\begin{aligned} x_1 &= a_1\alpha + b_1\beta + c_1\gamma + \varepsilon_1 \\ x_2 &= a_2\alpha + b_2\beta + c_2\gamma + \varepsilon_2 \\ &\cdots\cdots\cdots \\ x_n &= a_n\alpha + b_n\beta + c_n\gamma + \varepsilon_n \end{aligned}$$

α, β, γ, ε_1, ε_2,..ε_n sont des variables indépendantes ; α, β, γ sont les facteurs communs (au nombre de 3 dans l'exemple ci-dessus) ; ε_1, ε_2,... ε_n sont les facteurs spécifiques dont la variance est respectivement l^2_1, l^2_2,... l^2_n, de façon que l'on ait :

$$a^2_i + b^2_i + c^2_i + l^2_i = 1$$

Pour chaque variable x_i, l^2_i est appelé spécificité de cette variable. En posant $h^2_i = 1\text{-}l^2_i$, on a :

$$h^2_i = a^2_i + b^2_i + c^2_i$$

h^2_i s'appelle la communauté de la variable x_i.

Les coefficients a_i, b_i, c_i sont les saturations de x_i en facteurs communs α, β, γ. On démontre aisément que les saturations sont les coefficients de corrélation entre les variables x_i et les facteurs communs :

$$r_{x_i\alpha} = a_i,\ r_{x_i\beta} = b_i,.. \text{ etc...}$$

Un des problèmes fondamentaux de l'analyse factorielle est la détermination de communautés telles que l'on obtienne des équations factorielles contenant un nombre minimum de facteurs communs.

f) *La factorisation centroïde de* THURSTONE.

Dans ce travail, consacré à l'étude de relations ou « équilibres morphologiques » entre les diverses dimensions d'appendices et autres structures morphologiques chez des Crustacés, le problème essentiel était d'analyser les variations corrélatives observées en un nombre minimum de facteurs susceptibles d'une interprétation biologique générale, et non de rechercher une « description » fidèle des variables expérimentales (mensurations) à l'aide de variables indépendantes en nombre plus ou moins élevé et sans signification biologique connue.

Je me suis donc limité à la recherche d'équations factorielles en utilisant exclusivement la méthode de factoriation centroïde de THURSTONE.

La méthode centroïde de THURSTONE permet de calculer successivement les saturations des divers facteurs, et offre un moyen d'estimer les communautés par un processus d'itération (d'ailleurs non véritablement convergent).

Les calculs nécessaires, d'ailleurs relativement simples, sont exposés en détail dans les trois manuels cités plus haut. Il importe de remarquer que les facteurs de THURSTONE ne peuvent être calculés de façon rigoureuse, mais seulement estimés, car leur nombre (en comptant les facteurs spécifiques) dépasse celui des variables. Dans les conditions courantes, l'indétermination porte essentiellement sur les facteurs spécifiques.

L'analyse factorielle de THURSTONE fournit des équations factorielles particulières, caractérisées par le fait que pour chacun des facteurs (sauf le premier) la somme des saturations est nulle. On peut déduire de cette solution particulière (solution « centroïde ») une infinité d'autres solutions par transformation orthogonale.

A partir d'hypothèses préalables sur la nature et le mode d'action des facteurs biologiques supposés correspondre aux facteurs de l'analyse, on peut définir les conditions que doit remplir la solution « réelle ». Si ces conditions sont compatibles, et en nombre convenable, elles permettent d'établir une transformation orthogonale unique.

En définitive, la méthode de factorisation centroïde convertit la table d'intercorrélations entre n variables en un ensemble ou configuration de n vecteurs dans un espace à r dimensions, appelé espace des facteurs communs. L'ensemble solide des vecteurs est l'invariant que

l'on peut orienter dans cet espace. Les produits scalaires de ces vecteurs (« vecteurs-test ») pris deux à deux correspondent aux coefficients de corrélation entre les variables correspondantes.

g) *Influence de la sélection.*

Si l'on accroît ou si l'on diminue l'homogénéité des échantillons étudiés en modifiant la variance d'une des variables (sans se préoccuper des autres), les coefficients de corrélations entre toutes les variables seront modifiés. Ces modifications correspondent à une « contraction » (shrinkage) de la configuration des vecteurs-test. Ce problème a été étudié en détail par G. H. Thompson (1937-1938) et d'autres auteurs. Je me limiterai ici aux problèmes posés par la sélection sur une seule variable. Soit l la variable sélectionnée dont l'écart-type passe de $\sigma_l = 1$ à $\sigma_l' = p$. Si l'on pose $q^2 = 1\text{-}p^2$, on peut montrer que les nouvelles corrélations r'_{jk} sont données par la relation suivante (Thompson) :

$$r'_{jk} = \frac{r_{jk} - q^2 r_{jl} r_{kl}}{\sqrt{1 - q^2 r^2_{jl}}\ \sqrt{1 - q^2 r^2_{kl}}}$$

Pour comparer des configurations factorielles établies à partir d'échantillons présentant une variabilité de taille (σ_R) différente, je n'ai pas fait usage de cette relation. Plutôt que de reprendre l'analyse d'une table d'intercorrélations transformées, j'ai préféré transformer directement les configurations de vecteurs-test. Dans les cas envisagés, la sélection portait sur une seule variable, la dimension de référence R, supposée correspondre avec une bonne approximation à un facteur général de taille F I.

Si l'on considère un vecteur-test i de saturation a_i en facteur F I et de saturation b_i, c_i, etc... dans les autres facteurs, les nouvelles saturations b'_i, c'_i,... s'obtiennent facilement à partir de la représentation géométrique donnée par Thurston (Multiple-factor analysis, p. 444) :

$$b'_i = b_i \sqrt{\frac{1}{a^2_i\ S^2 + (b^2_i + c^2_i + \ldots.)}}$$

en posant :

$$S = \frac{\sigma'_R}{\sigma_R} \# \frac{\sigma' FI}{\sigma FI}$$

Dans les comparaisons graphiques de configurations factorielles j'ai, de plus, donné arbitrairement à tous les vecteurs-test une longueur égale à 1 (vecteurs normalisés) en multipliant leurs saturations en facteurs communs par des coefficients convenables. Ceci permet, en négligeant les facteurs spécifiques, de comparer les rapports des saturations en facteurs communs, plutôt que leurs valeurs absolues.

h) *Facteurs obliques.*

Dans la plupart des cas concrets, les facteurs « réels » responsables des corrélations observées sont eux-mêmes en corrélation et une analyse en facteurs orthogonaux peut être en partie arbitraire. Il y aurait alors intérêt à utiliser des axes « obliques », les cosinus de leurs angles correspondant aux corrélations entre les divers facteurs communs. La détermination de cette obliquité paraît impossible dans la plupart des cas. THURSTONE a proposé de procéder à une rotation indépendante de chacun des axes dans l'espace des facteurs communs jusqu'à ce que l'on obtienne une « structure simple », c'est-à-dire des équations factorielles contenant un maximum de coefficients nuls (ou pratiquement nuls). Cette structure simple, lorsqu'on peut l'obtenir, est rapportée à des axes généralement obliques, correspondant à ce que THURSTONE appelle les facteurs primaires. Ces facteurs primaires peuvent être en corrélations et ces corrélations peuvent à leur tour, être analysées en facteurs du second ordre.

Je n'ai tenté l'application de ce procédé qu'une seule fois et dans un cas assez élémentaire (variation des pléopodes chez *O. erythropus* ♂ — chapitre X, A).

i) *Estimation des facteurs.*

A plusieurs reprises, j'ai procédé à l'estimation de certains facteurs pour les divers individus d'un échantillon, en vue principalement d'en étudier la distribution de fréquence. Les coefficients de l'équation d'estimation (« coefficients de régression ») ont été, chaque fois, calculés selon la méthode classique de condensation pivotale D'AITKEN.

B) Techniques de mesure et moyens de calcul.

a) *Techniques de mesure.*

Les structures abdominales étudiées, étant toujours de petite dimension (0,1 à 5 mm), ont été mesurées au micromètre oculaire, en utilisant les plus faibles grossissements d'un microscope binoculaire.

Les tergites abdominaux ont été découpés et étalés entre lame et lamelle. Cette opération est assez longue mais peut être très correctement réalisée pour les tergites 3, 4 et 5 facilement développables dans un plan. La mesure correcte des dimensions du tergite 2, de forme plus complexe, est plus délicate et il est nécessaire d'inciser le tergite pour pouvoir développer les zones à mesurer.

La mesure des divers segments des pléopodes n'offre aucune difficulté chez les mâles. Chez les femelles, l'exopodite est plus ou moins arqué et la mesure de sa longueur est affectée d'une erreur plus importante. (Voir chapitre v, fig. 3). L'erreur relative sur les diverses mensurations est assez variable. Dans les meilleures conditions elle est de l'ordre de 1/100 pour T et Tl (sauf T_2 et Tl_2) ainsi que pour les exopodites des pléopodes des mâles. L'erreur relative est plus importante ($\neq$ 1/50) pour T_2 et Tl_2 ainsi que pour les endopodites et exopodites des femelles.

Les mesures les plus défectueuses sont celles concernant les basipodites des mâles, ainsi que B_5 et En_5 dans les deux sexes ; l'erreur relative sur ces mensurations peut atteindre ou dépasser 1/20.

La mesure de référence R (longueur de la partie « céphalique » de la carapace) a été prise soit au micromètre oculaire chez les petits individus, soit à l'aide d'un compas. L'erreur relative sur R est de l'ordre de 1/50 (ou comprise entre 1/100 et 1/50). (Voir chapitre ix, fig. 16).

b) *Moyens de calcul.*

Les coefficients de corrélation ont été calculés directement et sans groupement en classes, à partir des logarithmes décimaux des mesures micrométriques.

La totalité des calculs a été effectuée à l'aide d'une calculatrice de bureau imprimante à 4 opérations et 2 totalisateurs. Ces moyens maté-

riels relativement modestes m'ont contraint à me limiter à l'usage des méthodes factorielles centroïdes, et à l'analyse de tableaux de corrélations relativement peu étendus (10 à 15 mesures).

La plupart des analyses factorielles utilisées dans ce travail ont été effectuées entre 1960 et 1963. Les calculs antérieurs, généralement sommaires, et dont les premiers avaient été effectués sans moyens de calcul mécaniques, n'ont été retenus qu'à titre indicatif ou, dans certains cas, ont été refaits sur du matériel nouveau et plus abondant.

Chapitre II

LA DIFFÉRENCIATION SEXUELLE ABDOMINALE CHEZ LES PAGURES (GÉNÉRALITÉS)

Les nombreux auteurs ayant étudié la différenciation sexuelle, normale ou parasitaire, des Pagures, se sont très généralement limités à l'étude des pléopodes, sans remarquer que les tergites abdominaux présentaient des phénomènes de différenciation morphologique sexuelle au moins aussi importants que ceux présentés par les pléopodes.

Il faut toutefois remarquer, qu'à quelques exceptions près (travaux de Ch. Pérez sur *Diogenes pugilator*), ces travaux ont porté sur des Pagures de la sous-famille des Pagurinés. Chez les Pagurinés, les tergites abdominaux sont en général formés de deux plaques peu sclérifiées, disjointes, très réduites, et même difficilement discernables chez les espèces de petite taille. Ces tergites se prêtent difficilement à une étude biométrique, en raison de leur irrégularité et de l'absence de points de repère stables pour les mensurations. — Chez les Diogéninés, les tergites abdominaux ont, au contraire, une morphologie bien définie et, même lorsqu'ils sont peu sclérifiés (*Diogenes*, *Clibanarius*, *Calcinus*), se prêtent aisément à des mensurations.

Chez les mâles des deux sous-familles, les structures abdominales sont très stables ; leur croissance, en corrélation étroite avec la croissance générale des individus, est, le plus souvent, presque isométrique, sans aucune modification liée à la puberté. Les pléopodes sont presque toujours réduits en taille et souvent en nombre. Les tergites sont, en règle générale, larges et courts, à l'inverse de ce que l'on observe chez les Brachyoures.

Chez les femelles, l'examen d'un certain nombre d'espèces appartenant à la sous-famille des Diogéninés (*Paguristes oculatus*, *Diogenes*

pugilator, *Calcinus ornatus*, *Dardanus arrosor* et *Clibanarius erythropus*) m'a permis de constater le phénomène général suivant : la puberté et le développement ovarien s'accompagnent d'une augmentation de la sclérification des tergites abdominaux, de leur allongement et d'une forte diminution de leurs dimensions transversales.

Des observations plus fragmentaires portant sur quatre espèces de Pagurinés (*Pagurus cuanensis*, *P. prideauxi*, *P. bernhardus* et *Catapaguroïdes timidus*) m'ont montré que, malgré la structure particulière de leurs tergites abdominaux, les Pagurinés présentent exactement le même type de modifications sexuelles.

La réduction des dimensions transversales représente l'aspect le plus caractéristique et le plus constant de la différenciation sexuelle femelle des tergites abdominaux. Ce rétrécissement touche inégalement les tergites 2, 3, 4 et 5. Chez *Diogenes*, j'ai pu constater qu'il affectait également les vestiges du tergite 1. Le tergite le plus modifié est, selon les genres, le tergite 2 (*Pagurus*, *Catapaguroïdes*, *Diogenes*, *Dardanus*) ou le tergite 3 (*Paguristes*, *Calcinus*, *Clibanarius*).

L'allongement des tergites est moins constant et peut varier considérablement, même pour une espèce donnée, suivant les populations considérées. Cet allongement est faible ou presque nul chez les Pagurinés et chez *Dardanus*, médiocre et irrégulier chez *Calcinus* et *Clibanarius*, très important chez *Diogenes* et *Paguristes*.

L'évolution morphologique des tergites abdominaux des Pagures femelles n'est pas liée de façon étroite à la croissance générale des individus, mais accompagne le développement ovarien. Cette relation est même nettement plus évidente que la relation observée entre le développement ovarien et l'élongation des pléopodes ; de plus, il s'agit là d'un phénomène très général, commun, semble-t-il, à de faibles variantes près, à tous les Pagures, Diogéninés et Pagurinés.

D'autres structures abdominales femelles, caractéristiques de certains genres, telles que la « bractée » membraneuse des *Paguristes* ou l'appendice abdominal latéral des *Dardanus*, ont un développement également variable, lié au développement des pléopodes et des tergites.

Je me suis attaché dans ce travail à analyser ces phénomènes, essentiellement à l'aide de l'analyse factorielle et à décrire les équilibres morphologiques qu'ils impliquent. J'envisagerai, successivement, les équilibres apparaissant chez les individus, mâles et femelles, parasités par les Rhizocéphales. Une interprétation d'ensemble des phénomènes

de différenciation sexuelle morphologique sera esquissée, en comparant les résultats de cette étude biométrique aux données expérimentales récentes et aux théories actuellement admises pour la différenciation sexuelle chez les Crustacés.

Les espèces étudiées ici sont essentiellement deux Diogéninés : *Clibanarius erythropus* (Latreille) et *Diogenes pugilator* (Roux). D'autres espèces (*Paguristes oculatus*, *Dardanus arrosor*, *Pagurus prideauxi*, etc...) ont fait l'objet d'observations ou d'études biométriques plus fragmentaires.

Chapitre III

CLIBANARIUS ERYTHROPUS (LATREILLE) 1818. SYSTÉMATIQUE, ANATOMIE ET BIOLOGIE (GÉNÉRALITÉS)

A) Position systématique et répartition géographique.

Clibanarius erythropus est la seule espèce européenne et méditerranéenne du genre *Clibanarius* Dana 1852, de la sous-famille des Diogéninés. Deux autres espèces décrites, de la Méditerranée : *Cl. hirsutus* (Costa) et *Cl. rouxi* Heller, longtemps considérées comme douteuses (Pesta, 1918) doivent être définitivement invalidées et mises en synonymie avec *Clibanarius erythropus* (Latreille) 1818, ce nom remplaçant pour des raisons de priorité celui de *Cl. misanthropus* (Risso) 1826, plus généralement utilisé (Forest, 1958).

La répartition géographique de cette espèce est assez vaste. On la trouve sur toute l'étendue des côtes méditerranéennes, ainsi que dans la Mer Noire dont elle constitue, avec *Diogenes pugilator* (Roux), toute la faune de Pagures. Au delà du détroit de Gibraltar, *Clibanarius erythropus* déborde largement sur les côtes atlantiques nord-africaines et européennes. Sur les côtes françaises de l'Atlantique, on le trouve jusque dans la région de Brest. L'identité spécifique des populations atlantiques et méditerranéennes semble indubitable (contrairement au cas de *Diogenes pugilator*). Si l'on fait abstraction d'obligatoires différences biologiques et comportementales (Drezewina, 1905) entre populations adaptées, soit à la présence, soit à l'absence de marées, les différences morphologiques paraissent peu importantes et du même ordre de grandeur que celles observables entre diverses populations méditerranéennes et portent sur la taille, l'intensité de la coloration et le degré de calcification de la carapace : en règle générale les individus de l'At-

lantique sont un peu plus grands et de couleur plus foncée. Je n'ai, dans ce travail, envisagé que des populations méditerranéennes. Les échantillons utilisés proviennent essentiellement de Corse, de Provence et occasionnellement de Sardaigne.

Clibanarius erythropus est une espèce stictement littorale qui peut se trouver sur divers types de côtes, sauf sur les plages et fonds sablonneux et les zones fortement battues. Pratiquement, ce Pagure n'est abondant que dans les zones rocheuses très abritées, où il peut constituer des populations très denses et très nombreuses, mais souvent largement séparées les unes des autres.

B) Morphologie abdominale.

Le genre *Clibanarius* représente dans la sous-famille des Diogéninés un type de Pagure, non pas primitif, mais plutôt généralisé, sans aucune spécialisation morphologique remarquable. Les chélipèdes assez peu développés présentent l'assymétrie typique des Diogéninés (le chélipède gauche plus développé que le droit), mais de façon à peine sensible.

Le dimorphisme sexuel est très faible ; la morphologie abdominale est semblable dans les deux sexes avec quatre pléopodes biramés. Les différences sexuelles observables chez les individus adultes portent uniquement sur les dimensions relatives des tergites abdominaux et des pléopodes, ainsi que sur les soies de ces appendices. Il paraît très probable que ces différences ne correspondent pas à des caractères sexuels primaires liés au sexe génétique, mais relèvent d'une différenciation sexuelle secondaire à contrôle hormonal. Ce problème sera examiné dans un chapitre ultérieur à propos des phénomènes de castration parasitaire.

Je n'ai étudié la morphologie abdominale de *Clibanarius erythropus* que de façon assez sommaire, dans le seul but pratique de définir des points de repère pour les mesures de tergites et de pléopodes, analysées dans les chapitres suivants de ce travail. Cette morphologie peut être qualifiée de banale, sans régressions ni spécialisations sexuelles notables. Les tergites présentent la morphologie caractéristique des tergites de Diogéninés : ce sont des tergites complets sans zone membraneuse centrale. Les limites des zones sclérifiées ainsi que la chétotaxie sont bien définies, ce qui permet de prendre des mesures assez précises (fig. 1).

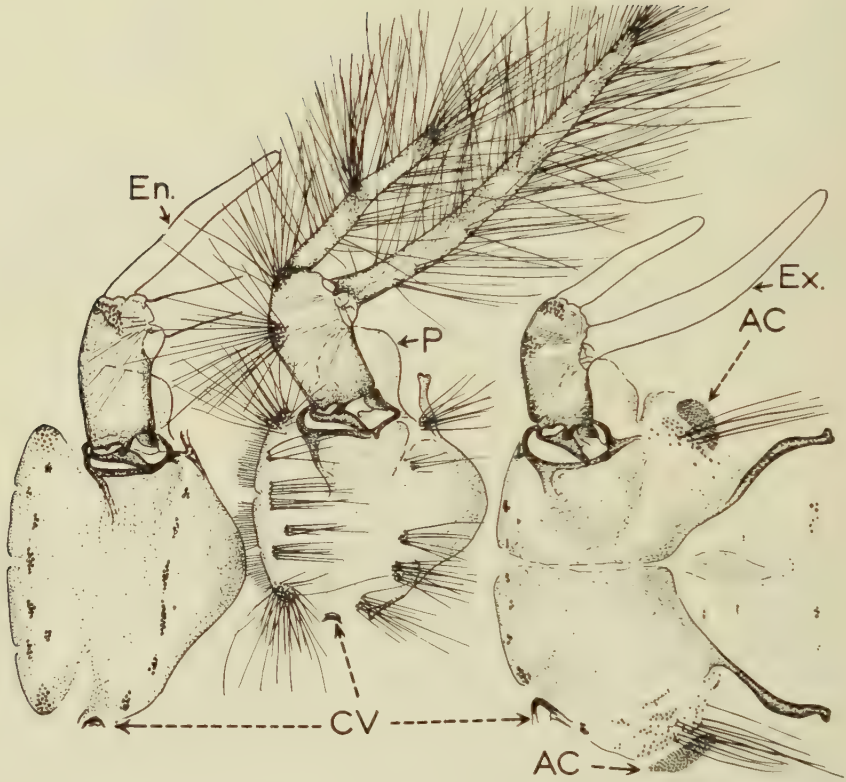

FIG. 1. — *Clibanarius erythrodus*. Pléopodes et tergites abdominaux 2, 3 et 4 (la pilosité n'est figurée de façon complète que sur le pléopode et le tergite 3). En. : endopodite ; Ex. : exopodite ; B. : basipodite ; P. : pleurite gauche ; Cv. : cavités coxales droites vestigiales ; Ac. : aires criblées du tergite 2.

Les pléopodes sont d'un type biramé simple s'apparentant étroitement, par leur morphologie et les modalités de leur croissance, aux pléopodes des genres *Calcinus* et *Paguristes*. L'endopodite est plus ou moins distinctement biarticulé. L'exopodite est lancéolé et bordé par une rangée simple de soies plumeuses chez les mâles et chez les femelles juvéniles. Chez les femelles adultes, l'exopodite devient très long et courbé avec une chétotaxie complexe et assez irrégulière. Les œufs se fixent sur les deux rames des pléopodes. Cette particularité s'observe chez divers genres de Diogéninés (*Paguristes*, *Clibanarius*, *Calcinus*, *Diogenes*, *Dardanus*), mais non chez les Pagurinés. Chez ces derniers, les œufs se fixent uniquement sur les soies capillaires de l'endopodite et du sommet du basipodite, l'exopodite restant libre. Il est possible que ce soit là la condition primitive présentée par divers Décapodes

(en particulier les Brachyoures) et conservée chez les Pagures par les Pagurinés. Les Pagures symétriques (Pylochélides), qui, par la disposition de leurs maxillipèdes, sont plus proches des Diogéninés que des Pagurinés, présentent également des pléopodes à exopodites non ovigères (Boas, 1926).

L'examen de la morphologie abdominale chez *Clibanarius erythropus* ainsi que chez quelques autres espèces de Pagures, m'a permis de relever un certain nombre de détails morphologiques, qui ne semblent pas avoir été remarqués jusqu'à présent. Chez *Clibanarius erythropus*, le tergite 2 présente latéralement, en avant des cavités coxales, deux zones moyennement sclérifiées, couvertes d'une fine ponctuation (« aire criblée » de la fig. 1). Ces zones sont normalement masquées par une forte touffe de soies plumeuses.

La signification de cette formation n'a pas été élucidée (organe sensoriel ?). Des aires criblées analogues se retrouvent au même emplacement, chez *Calcinus ornatus*, *Diogenes pugilator*, *Dardanus arrosor* et *D. callidus*, ainsi que chez *Paguristes oculatus*, où elles sont particulièrement bien différenciées.

Dans les deux genres de Pagurinés que j'ai étudiés (*Pagurus* et *Catapaguroïdes*), on n'observe pas cette formation, qui paraît donc être caractéristique des Diogéninés.

Chapitre IV

LES PREMIERS STADES DE LA DIFFÉRENCIATION SEXUELLE MORPHOLOGIQUE CHEZ *CLIBANARIUS ERYTHROPUS*

A) Généralités.

Les Malacostracés sont, exception faite de quelques Décapodes Natantia à hermaphrodisme protérandrique, des animaux à sexes séparés chez lesquels le sexe est génétiquement déterminé. On peut distinguer un certain nombre de particularités morphologiques caractéristiques d'un sexe ou de l'autre, et dont la présence est indépendante de l'évolution sexuelle ultérieure (développement normal, inversion sexuelle ou castration parasitaire) ; ces caractères peuvent être considérés comme des caractères sexuels primaires à contrôle génétique « direct ».

Chez les Pagures, on peut noter quelques détails morphologiques appartenant avec certitude à cette catégorie : endopodites des pléopodes 2, 3, 4 chez *Diogenes pugilator* (variété atlantique), bractée ovigère chez *Paguristes* et, probablement, orifices génitaux femelles. Ces structures, en particulier, n'apparaissent pas ou ne disparaissent pas chez les individus parasités par les Rhizocéphales et, de plus, peuvent se retrouver accidentellement chez des individus de l'autre sexe, par ailleurs normaux (intersexués génétiques partiels ? : en général, cas fréquent chez les Pagures, mâles normaux présentant divers caractères femelles). Mais la majeure partie de l'expression morphologique et fonctionnelle du sexe génétique est contrôlée par des actions hormonales s'exerçant simultanément sur des structures sexuelles primaires (bractée de *Paguristes*, endopodites de *Diogenes*, etc...) et des structures communes aux deux sexes génétiques. L'expression de « variant sexuel »

semble devoir s'appliquer uniquement aux structures appartenant à cette seconde catégorie, bien qu'il soit, dans la plupart des cas, difficile sinon impossible de démontrer l'identité structurelle primaire d'un organe ou d'un appendice quelconque, dans les deux sexes.

B) Croissance des variants sexuels.

Il ressort des travaux effectués par de nombreux auteurs sur la croissance relative des variants sexuels chez les Crustacés, que cette croissance débute par une phase indifférenciée, caractérisée par une relation donnée et stable de croissance allométrique. A cette phase indifférenciée succède une phase sexuée juvénile plus ou moins bien caractérisée, puis, après une étape intermédiaire, une phase dite postpubérale, caractérisée souvent par une morphologie particulière (morphologie « adulte ») et obéissant à une loi de croissance allométrique également bien définie et stable.

La discontinuité ou étape intermédiaire séparant la phase indifférenciée (ou la phase juvénile, quand celle-ci est distincte) de la phase postpubérale, s'étend sur un nombre souvent variable de mues et correspond à un intervalle de taille également variable.

Cette phase de croissance accélérée et de transformations morphologiques importantes implique l'action d'un facteur hormonal dont l'action peut se manifester par une variance élevée ou, si l'on considère plusieurs dimensions, par des équilibres morphologiques d'amplitude plus ou moins forte, jusqu'à ce que les dimensions relatives caractéristiques de la dernière phase soient atteintes. On peut dire alors que l'action de ce facteur arrive à saturation.

Chez *Clibanarius erythropus*, la phase indifférenciée s'étend sur les trois premiers stades pagures, après le stade glaucothoe (M. Dechancé, 1958). Les premiers caractères sexuels (orifices génitaux) apparaissent au quatrième stade. Ce stade est également marqué chez les femelles par une brusque diminution de largeur du tergite 3 qui devient plus étroit que le tergite 4.

Toutes les mensurations prises sur ces très jeunes individus paraissent affectées d'une forte variabilité intrinsèque. Un essai d'étude des équilibres abdominaux pratiqué sur les trois stades groupés de la phase indifférenciée m'a donné des résultats très confus et difficilement inter-

prétables. On doit, semble-t-il, admettre que les équilibres abdominaux caractéristiques ne sont pas identifiables chez ces individus. Si, chez les individus âgés, on peut sans inconvénient, faute de pouvoir établir pour chacun le nombre de mues subies, traiter la croissance comme un phénomène continu, il semble qu'il ne puisse en être de même pour les stades les plus jeunes qui devraient, pour fournir des données cohérentes sur la croissance relative, être étudiés séparément.

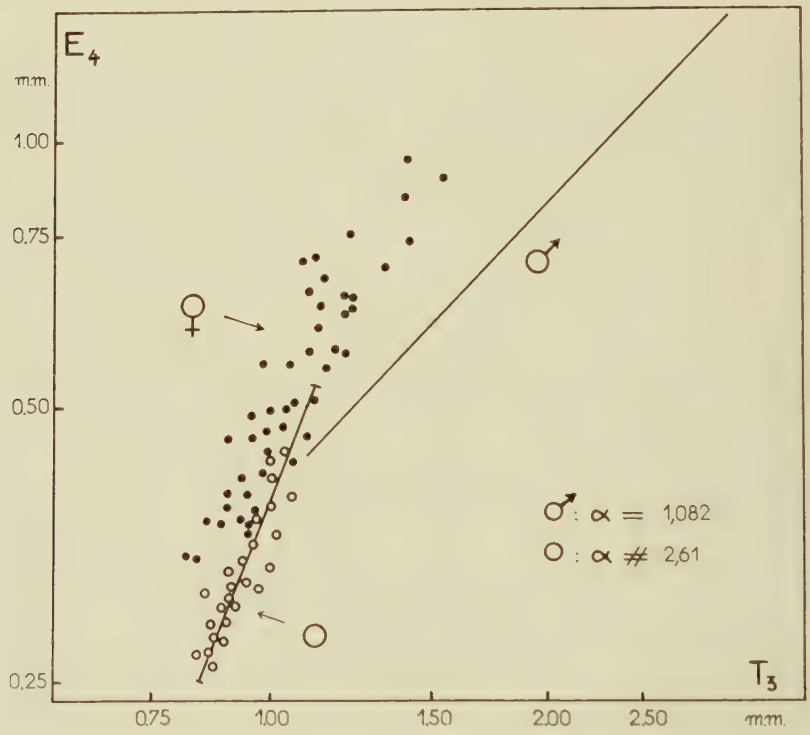

FIG. 2. — Croissance de T_3 et E_4 chez *Clibanarius erythrodus* (étapes indifférenciée et juvénile). Une partie seulement des points représentatifs est représentée. La droite (a) correspond à la croissance relative chez les mâles adultes.

L'étude de la croissance relative des tergites ne permet qu'assez difficilement de mettre en évidence une discontinuité entre la phase indifférenciée et la phase sexuée (mâle ou femelle) qui lui succède. A ce point de vue, la relation la plus caractéristique semble être celle qui unit la longueur du pléopode 4 à la largeur du tergite 3. Chez les mâles, on note une forte modification de la croissance relative de E_4 par rapport à T_3 après le dernier stade de la phase indifférenciée sans qu'il y ait, semble-t-il d'étape intermédiaire (fig. 2). L'action du facteur

masculinisant serait dans ce cas immédiatement saturante à partir du quatrième stade après la glaucothoe. La phase indifférenciée est caractérisée par une croissance allométrique très fortement majorante de E_4 par rapport à T_3 alors que chez les individus à orifices génitaux mâles développés, cette croissance devient sub-isométrique.

Ces quelques observations montrent que, contrairement à ce que pourrait suggérer une observation superficielle, les structures abdominales mâles, particulièrement les pléopodes, ne correspondent pas à un état « neutre », prolongement de l'état indifférencié post-larvaire, mais représentent un ensemble de variants sexuels mâles typiques. Chez d'autres espèces de Pagures, l'apparition de la différenciation sexuelle mâle peut, en plus d'une modification des coefficients d'allométrie dans la croissance abdominale, s'accompagner de transformations morphologiques bien marquées. Chez *Pagurus bernhardus*, il y a régression et disparition du pléopode 2 ; cette disparition n'est d'ailleurs pas immédiate et paraît nécessiter au moins deux mues.

C) Les premiers stades femelles.

Les premiers stades de la différenciation sexuelle femelle ne montrent, chez la plupart des Crustacés, aucune discontinuité marquée avec l'état indifférencié. Cette situation n'est pas rigoureusement réalisée chez *Clibanarius*. On peut constater sur le diagramme de la fig. 2 que les points représentatifs des premiers stades sexués femelles sont d'emblée assez largement dispersés et nettement décalés par rapport aux points représentatifs des stades indifférenciés. Au point de vue de la relation E_4-T_3, l'état femelle juvénile ne prolonge donc pas exactement l'état indifférencié.

Les premiers stades sexués femelle ont fait l'objet d'un essai d'analyse factorielle, en utilisant les mensurations définies dans le chapitre v (fig. 3). Le matériel utilisé groupait environ 120 individus appartenant aux deux premiers stades femelles.

On peut, à partir de cet échantillon, mettre en évidence des équilibres abdominaux tergites-pléopodes grossièrement analogues à ceux observés chez les femelles adultes, mais d'amplitude beaucoup plus faible et dont l'interprétation est assez malaisée. Trois facteurs centroïdes significatifs peuvent être extraits. En orientant cette configura-

tion factorielle de la même façon que celles obtenues à partir d'échantillons de femelles adultes, on constate l'existence d'un équilibre majeur (F II) analogue à l'équilibre majeur mis en évidence chez les femelles adultes. Le troisième facteur (F III) paraît correspondre essentiellement, chez ces jeunes individus, à un équilibre bipolaire entre les longueurs des tergites 2 (Tl_2) et 3 (Tl_3), équilibre que l'on ne retrouve pas chez les individus plus âgés, et dont l'interprétation est très incertaine.

Il n'est pas certain que ces équilibres morphologiques à faible amplitude correspondent aux premiers états des équilibres morphologiques à grande amplitude qui apparaissent progressivement aux stades suivants ; ils peuvent correspondre à des phénomènes de différenciation sexuelle primaire liés à l'apparition des orifices génitaux, et distincts de la différenciation sexuelle ovigère ultérieure.

Chapitre V

LES ÉQUILIBRES MORPHOLOGIQUES ABDOMINAUX CHEZ *CLIBANARIUS ERYTHROPUS* FEMELLE

A) Choix des mensurations.

Comme je l'ai sommairement exposé précédemment, la puberté et le développement ovarien s'accompagnent de modifications corrélatives des dimensions des tergites et des pléopodes. Pour une taille donnée ou pour un stade donné du développement génital (femelles immatures, femelles préovigères, femelles ovigères), ces modifications se montrent d'importance très variable, permettant de prévoir l'existence d'équilibres morphologiques plus ou moins complexes entre les diverses structures abdominales.

Ces équilibres ont été étudiés à l'aide de l'analyse factorielle centroïde. Le point de départ de cette analyse est le tableau groupant tous les coefficients de corrélation entre diverses mesures abdominales choisies, soit pour leur commodité, soit pour leur « représentativité » morphologique.

Les mesures abdominales ont été prises, d'une part sur les tergites et d'autre part sur les pléopodes.

Les mesures de pléopodes sont au nombre de trois : longueur du basipodite, de l'endopodite et de l'exopodite, de chaque pléopode. Les mesures de tergites sont au nombre de deux : longueur totale et largeur totale de chaque tergite.

Les points de repère morphologiques ont été choisis aussi bien définis et aussi stables que possible. Plusieurs systèmes de points de repère ont été essayés, en particulier pour les dimensions les plus caractéristiques, telles que la largeur des tergites. Pour cette dernière dimension,

les deux mesures utilisables : largeur totale du bord postérieur ou largeur intercoxale (entre le bord de la cavité coxale gauche et le vestige de la cavité droite) ont été essayées. Toutes ces mesures sont schématisées dans la fig. 3.

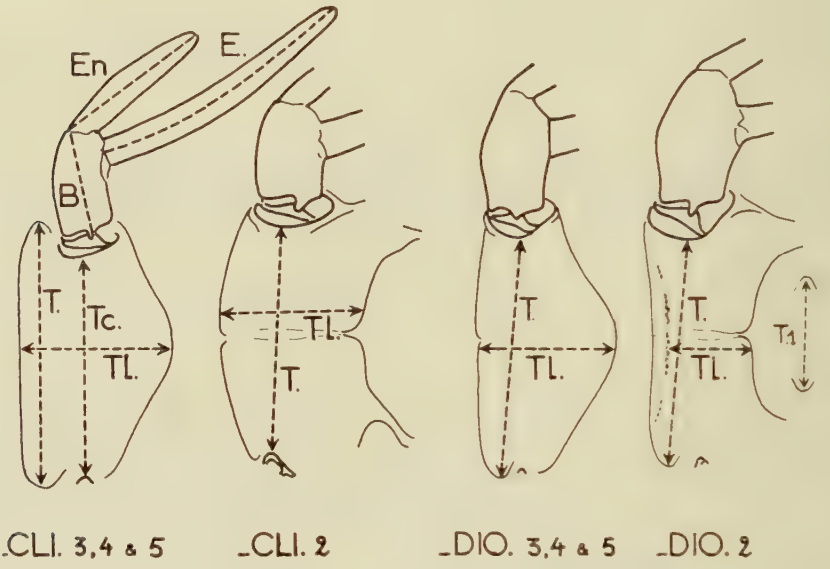

FIG. 3. — Schéma des mensurations abdominales chez *Clibanarius erythropus* (CLI.) et *Diogenes pugilator* (DIO.).

Le choix des mesures utilisables dans l'analyse factorielle n'est pas indifférent. Il est nécessaire d'utiliser un ensemble de mesures introduisant un nombre minimum de facteurs communs. Il faut, en particulier, éliminer les groupes de mesures présentant entre elles des liaisons morphologiques locales indépendantes des équilibres d'ensemble. La détermination au moins approximative, d'une série type de mesures ne peut se faire que par essais successifs. Ces essais m'ont conduit à éliminer toute série de mesures comportant plusieurs mesures de pléopodes, l'ensemble des pléopodes présentant une variabilité propre, d'ailleurs assez complexe, comme je l'exposerai ultérieurement. La série de mesures type adoptée ici comprend les largeurs des quatre tergites (T_2, T_3, T_4, T_5) et leurs longueurs (Tl_2, Tl_3, Tl_4, Tl_5), une mesure de pléopode, l'exopodite du pléopode 4 (E_4) et une mesure de référence extra-abdominale, la longueur de la partie céphalique de la carapace (R).

J'ai éventuellement adjoint à cette série la largeur du tergite uro-

podial (U) et le nombre d'articles du fouet principal des antennules. Moyennant une correction du coefficient $r_{E_4E_5}$, j'ai également utilisé la longueur de l'exopodite du pléopode 5 (E_5). Cet appendice qui n'a aucun rôle dans la fixation de la ponte, est remarquable par sa forte variabilité intrinsèque et n'est que faiblement lié aux équilibres abdominaux.

B) Analyse factorielle.

Le tableau d'intercorrélations correspondant à l'ensemble des onze mesures $T_{1,2,3,4,5}$, $Tl_{2,3,4,5}$, E_4, E_5 et R s'analyse en général avec une bonne précision en 3 facteurs significatifs.

L'échantillon choisi comme exemple est un échantillon de femelles préovigères récoltées à Centuri (Cap Corse) (Tableau I).

TABLEAU I

Clibanarius erythropus (Centuri, Corse ; 1960). Dimensions comparées des principales structures abdominales dans 4 catégories d'individus. M et σ en millimètres. n = 300 pour les 3 échantillons de femelles.

(a) : échantillon artificiel de 150 mâles pour lequel $\overline{R}$ et σ_R sont les mêmes que pour (b).

	♀ préovigères		♀ ovigères (I) (*b*)		♀ ovigères (VIII)		♂ (*a*)
	M	σ	M	σ	M	σ	M
T_2	2,152	0,152	1,690	0,150	1,570	0,154	2,619
T_3	1,647	0,171	1,392	0,152	1,275	0,166	2,237
T_4	2,013	0,142	1,990	0,152	1,858	0,149	2,219
T_5	2,066	0,157	2,107	0,162	2,008	0,167	1,964
Tl_2	0,862	0,083	1,264	0,108	1,222	0,115	0,918
Tl_3	1,348	0,089	1,685	0,123	1,582	0,144	1,456
Tl_4	1,116	0,099	1,613	0,131	1,546	0,152	1,307
Tl_5	1,013	0,087	1,384	0,119	1,335	0,137	1,174
E_4	2,791	0,504	3,168	0,375	3,088	0,493	0,916
E_5	1,025	0,150	1,128	0,153	1,021	0,152	0,850
R	2,650	0,162	2,684	0,173	2,634	0,185	2,684

Le tableau d'intercorrélations II contient des coefficients très variés, souvent peu élevés, avec quelques valeurs négatives. L'analyse fournit

TABLEAU II

Clibanarius erythropus (♀ préovigères). Tableau d'intercorrélations.

	T_2	T_3	T_4	T_5	Tl_2	Tl_3	Tl_4	Tl_5	E_4	E_5	R
T_2	.										
T_3	.7371	.									
T_4	.7331	.6534	.								
T_5	.4646	.1814	.6587	.							
Tl_2	.2602	—.1071	.3128	.6178	.						
Tl_3	.3661	.0316	.4033	.6500	.6926	.					
Tl_4	.2377	—.1279	.2372	.5433	.6857	.68941	.				
Tl_5	.1865	—.1326	.1898	.4716	.5829	.5869	.6022	.			
E_4	.1519	—.2372	.3129	.7183	.7343	.7043	.6994	.6090	.		
E_5	.3895	.0280	.5040	.7700	.7312	.7485	.6969	.5996	.8703	.	
R	.5220	.1981	.6075	.7707	.6768	.7199	.6410	.5461	.7099	.7900	.

TABLEAU IV

Clibanarius erythropus (♀ ovigères, échantillon nº 1). Tableau d'intercorrélations.

	T_2	T_3	T_4	T_5	Tl_2	Tl_3	Tl_4	Tl_5	E^4	E_5	R
T_2	.										
T_3	.7759	.									
T_4	.6812	.7091	.								
T_5	.4868	.4523	.7977	.							
Tl_2	.2806	.0913	.4131	.5459	.						
Tl_3	.4399	.2583	.5807	.6727	.7635	.					
Tl_4	.4137	.2433	.6088	.7208	.7596	.8709	.				
Tl_5	.3535	.2094	.5682	.6958	.7045	.7858	.7921	.			
E_4	.0546	.1073	.3563	.5923	.6670	.6795	.7219	.7264	.		
E_5	.2459	.1539	.3987	.4769	.4695	.5256	.5609	.5181	.5960	.	
R	.5242	.3904	.6953	.7589	.7038	.8172	.8104	.7637	.6707	.5286	.

3 facteurs centroïdes (tableau III) à partir desquels on peut restituer les corrélations expérimentales avec une précision élevée, les écarts constatés étant tous, compte tenu de l'effectif de l'échantillon utilisé ($n = 300$), rigoureusement négligeables.

TABLEAU III

Facteurs centroïdes (f) obtenus à partir du tableau II et facteurs après transformation orthogonale ($\mathbf{F} = f\mathbf{Z}$).

	f.			F. = f.Z		
	fI	fII	fIII	FI	FII	FIII
T_2	.6177	—.5946	.2518	.5826	—.6775	—.0025
T_3	.2678	.8683	.1923	.2270	—.8816	—.1837
T_4	.6950	—.5778	—.1199	.6800	—.5102	—.3296
T_5	.8499	—.0290	—.3241	.8643	.0644	—.2775
Tl_2	.7496	.3566	.0171	.7595	.2756	.1911
Tl_3	.8043	.2434	.0956	.8061	.1371	.2192
Tl_4	.7152	.4097	.1662	.7192	.2629	.3475
Tl_5	.6065	.3666	.1109	.6121	.2529	.2756
E_4	.7721	.4496	—.2381	.7987	.4659	.0...
E_5	.8772	.2129	—.1047	.8884	.1897	.0243
R	.8896	.0308	—.0471	.8914	.0...	.0...

$$\mathbf{Z} = \begin{vmatrix} .998003 & -.053668 & .033313 \\ .034609 & .905745 & .422406 \\ -.052843 & -.420410 & .905794 \end{vmatrix}$$

Une transformation de la matrice des facteurs centroïdes est nécessaire et ne peut être établie qu'en adoptant un certain nombre d'hypothèses :

a) La mesure de référence extra-abdominale R (longueur de la partie céphalique de la carapace) est considérée, *a priori*, comme rigoureusement indépendante des équilibres morphologiques abdominaux et ne relevant que d'un facteur général de taille. R définit donc le premier axe de la configuration factorielle.

b) L'interprétation des deux facteurs secondaires et le choix des deux axes correspondants sont moins immédiats. La représentation des facteurs centroïdes II et III dans un plan, selon la méthode des vec-

teurs étendus de Thurstone, permet de mettre en évidence certains rapports caractéristiques entre les vecteurs-test ; en particulier, les vecteurs-test correspondant à T_2, R et E_4 se situent dans un même plan. Cette disposition remarquable se retrouve, approximativement réalisée, dans la totalité des analyses factorielles centroïdes effectuées sur des échantillons de *Clibanarius erythropus* femelles ainsi que dans celles effectuées sur *Diogenes pugilator* et sur *Paguristes oculatus*.

Au point de vue de leurs relations morphologiques, les mesures T_2, R et E_4 peuvent être considérées comme aussi disparates que possible et, par ailleurs, sans homologues parmi les autres mesures employées. Cette situation, évidente pour R et E_4, est également réalisée pour T_2 : cette mesure n'est pas définie de la même façon que T_3, T_4 et T_5 et la structure du tergite correspondant est considérablement différente de celle des tergites suivants.

Le plan contenant les vecteurs-test T_2, R et E_4 peut donc être considéré comme contenant également l'axe secondaire le plus important. Cet axe est choisi, par convention, orthogonal à l'axe du facteur principal (facteur de taille générale). Le troisième axe est pris, par convention également, orthogonal aux deux autres.

La matrice de transformation orthogonale **Z** doit donc être telle que si on a **F** = f. **Z**, la sous-matrice de **F** correspondant à E_4 et R soit de la forme :

$$\mathbf{F}\ (E_4,\ R) \qquad \begin{vmatrix} FI_{E_4} & FII_{E_4} & 0 \\ FI_R & 0 & 0 \end{vmatrix}$$

C) Les équilibres morphologiques abdominaux.

On peut ainsi, en plus des variations de dimensions dues au facteur de taille générale F I, définir deux équilibres morphologiques indépendants. Les saturations fournies par l'analyse factorielle seront considérées comme les coefficients de ces équilibres.

a) L'équilibre majeur relève du facteur F II. F II peut être considéré comme correspondant à un facteur de différenciation sexuelle secondaire, d'origine ovarienne selon toute vraisemblance. L'identification stricte de la variance F II à la variance réelle d'un facteur physiologique F'II n'est, néanmoins, pas possible. Dans la plus favorable

des hypothèses, c'est-à-dire, dans le cas d'une relation pratiquement linéaire entre F'II et les dimensions T_2, T_3, T_4, E_4, etc... la variance F II ne correspond qu'à la composante de F'II orthogonale à la variance du facteur F I défini comme facteur de taille générale.

La structure factorielle ne présente aucun point de repère permettant d'estimer la corrélation entre R et F'II (« obliquité » des axes « réels » F'I et F'II). Dans le cas d'un échantillon tel que celui étudié ici, qui présente une variabilité de taille très faible, la condition d'orthogonalité entre les axes F'I et F'II est probablement presque réalisée et la transformation orthogonale ci-dessus peut être considérée comme valable.

Les saturations en F II sont négatives pour T_2, T_3, T_4, approximativement nulles pour T_5 et positives pour toutes les autres mesures, en particulier pour E_4 ainsi que pour E_5, bien que le pléopode 5 ne présente aucune spécialisation ovigère.

b) Le troisième facteur F III correspond à un équilibre accessoire d'amplitude médiocre entre les largeurs (T) et les longueurs (Tl) des tergites 3, 4 et 5. Il s'agit, comme pour le facteur II, d'un équilibre d'ensemble et non d'équilibres locaux au niveau de chaque tergite. Cet équilibre n'intéresse ni T_2 ni E_4 (ni toute autre mensuration de pléopode substituable à E_4) (fig. 4).

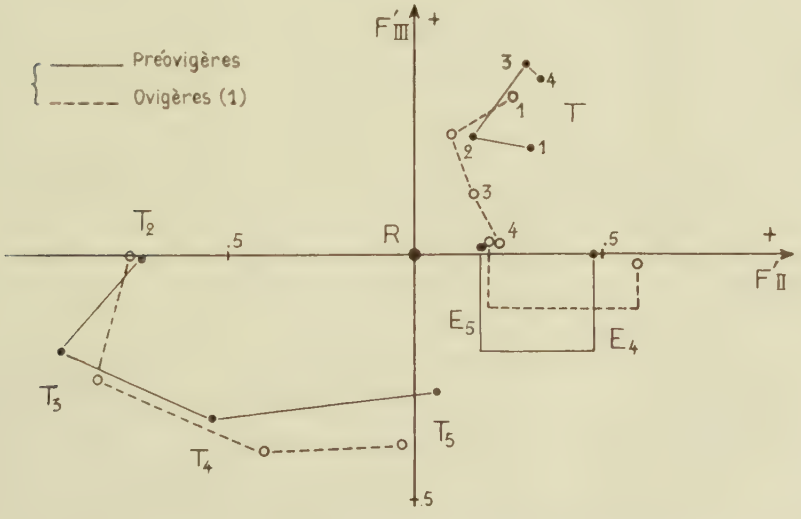

FIG. 4. — Saturations comparées en F II et F III chez *Clibanarius erythropus* préovigère et ovigère, après normalisation des vecteurs-test et correction de l'effet de sélection sur R (n.b. : échelles différentes sur les axes F II et F III).

L'interprétation de cet équilibre accessoire est assez incertaine : variance résiduelle d'un phénomène de différenciation sexuelle primaire ou variance due à un autre facteur de différenciation sexuelle secondaire. Ce problème sera discuté ultérieurement après l'analyse des phénomènes de castration parasitaire, dans un essai d'interprétation générale des phénomènes de différenciation sexuelle morphologique chez les femelles. Néanmoins, on peut constater, en dehors de tout essai d'interprétation, qu'il s'agit là d'un phénomène très général : cet équilibre morphologique accessoire se retrouve chez toutes les espèces que j'ai étudiées, Diogéninés et Pagurinés. Chez les femelles parasitées, qui présentent des équilibres morphologiques abdominaux très complexes, il semble qu'un équilibre analogue puisse être également identifié.

D) Variabilité intrinsèque des pléopodes.

L'examen d'un tableau d'intercorrélations comportant toutes les mesures abdominales, y compris les 12 mesures prises sur les pléopodes (basipodites $B_{2,3,4}$ et $_5$, endopodites $En_{2,3,4}$ et $_5$, exopodites $E_{2,3,4}$ et $_5$), permet de constater l'existence de quatre groupes de corrélations « excédentaires », respectivement entre $B_{2,3,4}$, $En_{2,3,4}$, $E_{2,3,4}$ et les trois éléments du pléopode 5. De plus, on peut constater que les corrélations $r_{B.En}$, $r_{B.E}$, $r_{E.En}$, sont, de façon générale, plus élevées que les corrélations entre les dimensions des pléopodes et celles des tergites abdominaux.

L'analyse factorielle des corrélations totales conduit à des résultats confus et difficilement interprétables, en raison du nombre élevé de facteurs à prendre en considération. On peut diminuer le nombre de facteurs à extraire en partant, non des corrélations totales, mais des corrélations partielles à R et T_2 constants, afin d'éliminer la plus grande partie de la variance relevant des facteurs F I et F II.

L'analyse factorielle des corrélations partielles conduit à des résultats analogues à ceux obtenus ultérieurement dans l'étude des pléopodes chez les mâles (chap. x), mais beaucoup moins précis. En utilisant toutes les mesures de pléopodes, il est nécessaire d'extraire quatre facteurs dont le plus important est dû, selon toute évidence, aux excès de corrélation entre les trois éléments du pléopode 5. J'ai donc procédé à trois analyses séparées, à partir de tableaux d'intercorrélations ne

comportant chacun qu'une seule mesure (B_5, En_5 ou E_5) relative au pléopode 5. Dans chaque cas, on peut extraire trois facteurs significatifs, correspondant à des variations simultanées ou « liaisons morphologiques » entre les éléments homologues (B, En ou E) des pléopodes ovigères. On constate ,de plus, que les variations des divers éléments (B_5, En_5 ou E_5) du pléopode 5 sont liées, indépendamment, aux variations des éléments homologues des pléopodes ovigères.

La forte variabilité intrinsèque du pléopode 5, phénomène qui se retrouve chez les femelles de toutes les espèces de Pagures que j'ai étudiées, se superpose donc, sans s'y substituer, à un système de liaisons morphologiques entre éléments homologues s'étendant à tous les pléopodes. C'e système de liaisons morphologiques paraît identique à celui mis en évidence chez les mâles adultes.

Chapitre VI

LES POPULATIONS NATURELLES DE *CLIBANARIUS ERYTHROPUS*

A) Écologie et problèmes d'échantillonnage.

La composition des populations de *Clibanarius erythropus*, au point de vue taille et âge des individus, se montre, au premier examen, extrêmement variable. A une même époque de l'année, la proportion d'individus juvéniles et adultes, ainsi que le sex-ratio apparent, varient considérablement d'une station à une autre.

Ces variations sont dues à diverses causes, et principalement aux légères différences d'habitat entre les diverses catégories d'individus (immatures, adultes, mâles, femelles, etc...). On doit également remarquer que, d'une part, des différences importantes existent entre les conditions écologiques moyennes offertes par les diverses stations à *Clibanarius* et que, d'autre part, beaucoup de ces stations offrent une juxtaposition de micro-milieux différents dans lesquels la proportion des diverses catégories d'individus n'est pas la même. Dans ces conditions et, même quand la technique simple de récolte que j'ai adoptée (ramassage de la totalité des individus sur une surface donnée), peut être correctement appliquée, l'échantillonnage fidèle de la population totale d'une station donnée apparaît comme un problème pratiquement insoluble.

Le problème de l'échantillonnage peut être considérablement simplifié lorsqu'on ne considère que certaines catégories d'individus et non la population totale. Deux catégories d'individus sont identifiables facilement : les mâles adultes avec des spermatophores bien développés dans leurs canaux déférents et les femelles ovigères.

Dans une station donnée, la variabilité de taille des mâles adultes est toujours élevée ou très élevée, ce qui entraîne pour les divers individus l'utilisation de coquilles de tailles et d'espèces variées : il s'ensuit une grande inégalité des possibilités de déplacement dans les divers milieux et un certain tri mécanique qui fausse considérablement toute tentative d'échantillonnage.

Les femelles ovigères montrent, dans beaucoup de stations prospectées, une variabilité de taille assez faible, ainsi qu'une faible amplitude d'habitat. Elles se tiennent toujours sous une épaisseur d'eau très faible, ou même en dehors de l'eau. Par ailleurs, les femelles ovigères sont bien moins éclectiques que les mâles dans le choix des coquilles et montrent une préférence très nette pour les coquilles allongées. Un exemple assez remarquable en est donné par la population étudiée ici et récoltée pendant l'été 1960 à Centuri (Cap Corse). Les coquilles occupées étaient, dans 85 % environ des cas, des Cérithes de taille assez faible, les 15 % restant étant représentés par des coquilles globuleuses. Sur les 1 600 femelles ovigères étudiées, la totalité, à 2 exceptions près, se trouvait dans des coquilles de Cérithes. Dans d'autres stations, celles de la côte provençale en particulier, les coquilles globuleuses étant souvent en majorité sont occupées par l'un ou l'autre sexe. Néanmoins, la proportion de femelles, et en particulier de femelles ovigères, est toujours significativement plus élevée dans les coquilles allongées.

L'échantillonnage correct des femelles ovigères peut être réalisé avec assez de facilité dans la plupart des stations, même dans celles où la sous-population de femelles est elle-même fortement hétérogène en âges et en tailles (stations de la côte provençale calcaire).

B) Les divers types de populations naturelles.

Les populations naturelles de *Clibanarius erythropus* étudiées sur les côtes méditerranéennes françaises se répartissent en deux catégories, selon l'aspect de la distribution de fréquence des tailles dans la sous-population de femelles ovigères.

a) *Femelles ovigères à grande variabilité de taille.*

La distribution de fréquence établie pour un certain nombre d'échantillons est, en général, très irrégulière et d'interprétation incertaine.

Néanmoins, certaines stations ont fourni des échantillons dont la distribution de fréquence était indubitablement bimodale. Ces populations de femelles ovigères se composent de deux sous-populations, l'une comprenant des individus de petite taille, l'autre des individus de grande taille. On peut rencontrer également, quoique très rarement, des femelles de taille exceptionnellement élevée (voisine de celle des plus grands mâles) ; ces individus peuvent être considérés comme représentant une troisième sous-population. Les individus de petite taille prédominent toujours plus ou moins largement sur les individus de grande taille (fig. 5).

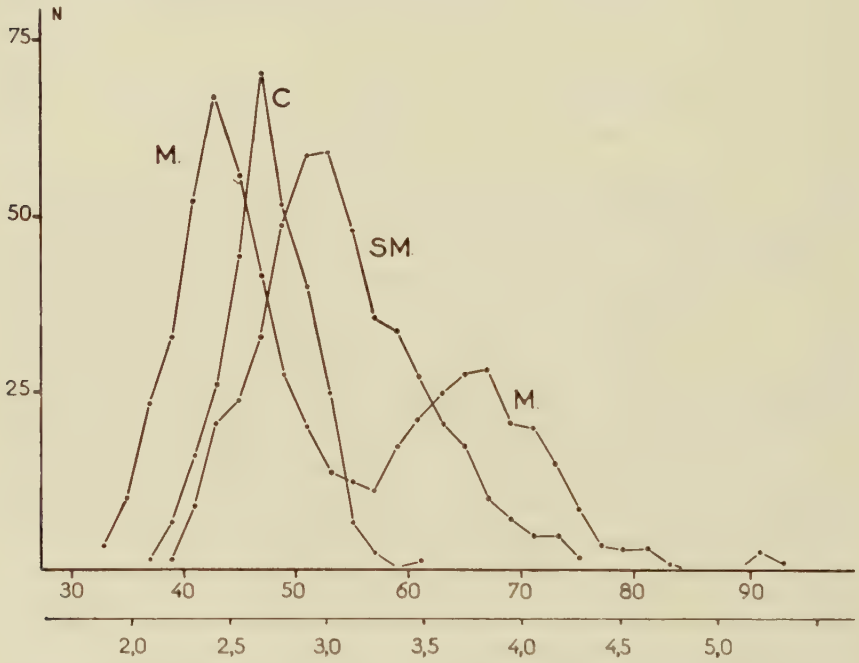

FIG. 5. — Taille des femelles ovigères. Polygones de fréquence d'une population des côtes provençales (M) (Marseille), du Cap (C) et du sud de la Corse (S.M.) (Santa-Manza). Taille en unités micrométriques (u = 0568 mm) et correspondance en millimètres.

L'interprétation la plus simple et, compte tenu de la différence importante de taille moyenne, la plus vraisemblable, consiste à considérer ces deux (ou trois) groupes comme correspondant à des individus âgés respectivement de un, deux et peut-être trois ans. L'examen des histogrammes suggère que la variabilité absolue et peut-être même relative de la taille augmente quand on passe d'une catégorie d'âge à

la suivante. Le fait que les individus ovigères de petite taille soient toujours les plus nombreux s'accorde également avec l'hypothèse d'une importante mortalité des individus d'un an pendant l'hiver qui suit leur première période de reproduction. La mortalité serait totale, avec éventuellement quelques rares exceptions, pour les individus de deux ans.

TABLEAU V

Facteurs centroïdes (f) obtenus à partir du tableau IV et facteurs après transformation orthogonale (**F** = f**Z**).

	f			F. = f**Z**		
	fI	fII	fIII	FI	FII	FIII
T_2	.6101	—.5568	.3108	.5680	—.6755	.0...
T_3	.4871	—.7667	.1451	.4279	—.7789	—.2373
T_4	.8089	—.4434	—.1589	.7712	—.3745	—.3757
T_5	.8501	—.1171	—.2962	.8363	—.0249	—.3523
Tl_2	.7404	.3767	.1471	.7682	.2201	.2703
Tl_3	.8776	.2480	.1735	.8954	.0848	.2300
Tl_4	.8915	.2498	.0434	.9084	.1445	.1143
Tl_5	.8329	.2488	—.0676	.8490	.1978	.0174
E_4	.6859	.5278	—.2533	.7224	.5395	—.0159
E_5	.5748	.1639	—.0457	.5853	.1291	.0093
R	.9068	.0698	.0071	.9095	.0...	.0...

Z

.997021	—.064860	—.041739
.076734	.888860	.451707
.007802	—.453564	.891190

L'examen morphologique de femelles ovigères de tailles diverses ne m'a pas permis de définir de critères morphologiques permettant de distinguer les individus d'âges différents : une distinction approximative a donc été effectuée en se basant simplement sur la taille des individus, après examen du polygone de fréquence des tailles.

Un essai d'étude, par l'analyse factorielle, des équilibres morphologiques abdominaux dans les deux catégories de femelles ovigères d'une population de la région marseillaise (Endoume) a été effectuée (J. Altès, 1959). L'étude du même matériel a été reprise ici de façon plus détaillée. Les résultats obtenus, bien que manquant de précision, montrent une évolution assez marquée des équilibres abdominaux quand on passe de

la sous-population d'un an à celle de deux ans. Il est néanmoins difficile, à partir du matériel disponible ici, de savoir si cette évolution est liée à l'accroissement de la taille ou à la différence d'âge et de situation physiologique des individus se reproduisant pour la seconde fois. Le graphique (fig. 6) permet de comparer les saturations en F II et F III dans les deux sous-populations.

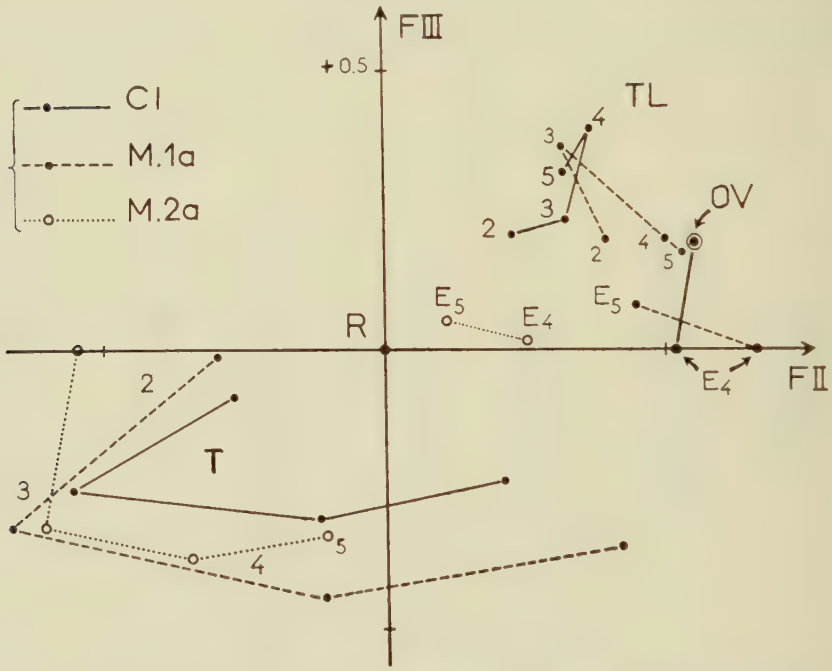

Fig. 6. — Saturations comparées en F II et F III pour trois populations ou sous-populations de *Clibanarius erythropus*. CI : Centuri (femelles immatures) ; M.1a : Marseille (femelles ovigères de première année) ; M.2a : Marseille (femelles ovigères de seconde année). Les points représentatifs des TI ne sont pas figurés pour l'échantillon M.2a. OV (degré de maturation ovarienne) remplace E_5 pour l'échantillon CI.

L'amplitude générale des équilibres morphologiques abdominaux est un peu plus importante chez les individus de première année que chez ceux de seconde année : les saturations en F II de E_4 et E_5, en particulier, sont largement plus élevées. D'autre part, chez les individus de première année le facteur F II est beaucoup plus largement dominant sur T_3 que dans aucune autre population de femelles ovigères. Cette situation est voisine de celle que l'on observe chez les jeunes femelles des populations corses, à l'extrême début du développement ovarien. On note également une saturation positive en F II pour T_5. Mis à part

les dimensions relativement élevées de leurs pléopodes ovigères et la présence sur ceux-ci de la pilosité caractéristique des femelles ovigères, ces individus présentent dans leur morphologie abdominale, un indéniable aspect juvénile, ce que confirme l'estimation d'un coefficient de féminisation morphologique tel qu'il est défini dans le chapitre VII (tableau VI).

TABLEAU VI

Féminisation morphologique comparée de femelles ovigères de provenances diverses, de mâles parasités et de mâles indemnes.

(a) : échantillons sélectionnés pour lesquels $\overline{R}$ et σ_R sont les mêmes que pour (b).

	Populations et stations	Coefficient de féminisation	Dimensions des pléopodes (moyennes) E_4	E_5	n
	♀ préovigères (Cap-Corse)....	.736	2,791 ± 0,03	1,025 ± 0,01	300
a)	♀ ovigères (Marseille).....	.676	3,523 ± 0,04	1,280 ± 0,03	80
b)	♀ ovigères I (Cap-Corse).....	.506	3,168 ± 0,02	1,128 ± 0,01	300
	♀ ovigères VIII (Cap-Corse)..	.434	3,088 ± 0,03	1,021 ± 0,01	300
a)	♀ ovigères (Bonifacio).....	.535	3,227 ± 0,04	1,094 ± 0,02	100
a)	♀ parasitées (Bonifacio).....	.495	1,787 ± 0,05	1,165 ± 0,02	100
a)	♂ parasités (Bonifacio).....	.546	1,543 ± 0,04	1,120 ± 0,02	100
a)	♂ indemnes (Centuri).....	1.070	0,916 ± 0,005	0,850 ± 0,005	200

b) *Femelles ovigères à faible variabilité de taille.*

Les femelles ovigères de ces populations présentent une variabilité relative de taille n'excédant pas, en général, le tiers de celle des populations précédentes. En règle générale, la taille moyenne est comprise entre celle des individus de première année et celle des individus de seconde année des populations provençales : plus proche de la première catégorie (cas le plus fréquent : Cap Corse, région d'Ajaccio, etc...) ou de la seconde (Bonifacio, nord de la Sardaigne). La taille moyenne des femelles ovigères paraît, au premier examen, adaptée aux dimensions moyennes des coquilles disponibles dans chaque station. La dimension des coquilles est elle-même, sans que ce soit là une règle absolue, liée à la nature géologique de la côte : la côte du Cap Corse, région métamorphique très siliceuse, est une zone à petites coquilles, alors que la côte de la Provence calcaire est une zone à grandes coquilles (les espèces de Gastéropodes considérées étant les mêmes).

La distribution de fréquence de la taille est toujours, dans ces popu-

lations, unimodale, mais pas obligatoirement symétrique. L'aspect général de la distribution de fréquence ainsi que la taille moyenne des femelles ovigères évoluent en général assez peu au cours de la période de reproduction, qui s'étend des premiers jours de mai jusque vers le milieu de septembre. Les populations dont la taille moyenne est la plus faible sont les plus homogènes et leur distribution de fréquence peut être assimilable à une distribution normale (populations de l'est de la Sardaigne et du Cap Corse). Les populations de taille moyenne plus élevée présentent une variabilité relative un peu plus forte et une distribution de fréquence nettement assymétrique avec prédominance, non des individus de petite taille, mais de ceux de grande taille, contrairement à ce que l'on observe dans les populations bisannuelles de Provence.

Il semble à peu près évident que toutes les femelles ovigères composant une telle population appartiennent à une même génération, ce qui cependant n'entraîne pas une homogénéité complète de la population, les individus issus de la première ponte de l'année précédente étant de deux à trois mois plus âgés que ceux issus de la dernière ponte. Le nombre de pontes successives au cours de l'été, ainsi que des différences très probables de taux d'élimination entre les individus issus de ces pontes successives, conditionnent la distribution de fréquence des individus qui participeront à la période de reproduction suivante. L'analyse de la succession de ces divers groupes d'individus, à partir des différences de taille, est à peu près impraticable. L'évolution des équilibres abdominaux peut fournir des données plus précises, ainsi que l'évolution des pontes portées par les femelles ovigères (décompte, à diverses dates de la période de reproduction, de la proportion de pontes ayant atteint un degré donné de développement).

Le matériel nécessaire à une telle étude a été rassemblé au cours de l'été 1960 pour trois stations de la côte corse : Centuri (Cap Corse) Ajaccio et Santa-Manza près Bonifacio). Les populations d'Ajaccio et Santa-Manza n'ont fait l'objet que d'une étude sommaire (taille des individus, proportion de femelles ovigères). La population de Centuri, choisie parce qu'apparemment plus homogène que les deux autres, a fait l'objet d'une étude plus approfondie. Un certain nombre de résultats ont pu être dégagés : évolution morphologique des individus au cours de la période de reproduction, nombre de pontes successives, nombre de catégories d'âge parmi les femelles ovigères. Ces résultats sont exposés dans le chapitre suivant.

Chapitre VII

ÉTUDE DE LA POPULATION DE FEMELLES OVIGÈRES DANS UNE STATION DU CAP CORSE (CENTURI) AU COURS DE L'ÉTÉ 1960

Le matériel étudié est constitué par huit échantillons récoltés à des dates régulièrement échelonnées du 9 mai au 11 septembre 1960. Quatre de ces échantillons, comptant environ 300 individus chacun, ont fait l'objet d'une analyse factorielle ; sur les quatre autres, moins importants (100 à 150 individus chacun), seuls ont été calculés les paramètres statistiques (moyenne et écart-type) des diverses mensurations, ainsi que quelques coefficients de corrélation caractéristiques (r_{RT_3}, $r_{E_4T_3}$ et r_{RF_4}). Ce matériel a été complété par un échantillon de 300 individus préovigères prélevés au même endroit l'année précédente (29 avril 1959) et par un échantillon d'individus de petite taille récoltés à la même date. L'évolution des équilibres morphologiques abdominaux des femelles a pu ainsi être suivie durant toute la période de reproduction.

A) Équilibres morphologiques chez les femelles immatures.

L'échantillon étudié ici, et dont l'origine est précisée dans le paragraphe suivant, permet de se faire une idée approximative sur des stades assez précoces des phénomènes de féminisation morphologique de l'abdomen, sans toutefois permettre de préciser la taille ou l'âge minimum auxquels ils apparaissent. Néanmoins, on peut aisément montrer (fig. 6) que les modifications des tergites et des pléopodes sont fonction de l'importance du développement ovarien. Pour chaque individu, le développement ovarien a fait l'objet d'une estimation grossière

(1 = faible, 2 = moyen, 3 = assez fort) dont la corrélation a été calculée avec 10 mesures de tergites et de pléopodes. L'identification des premiers stades des équilibres abdominaux adultes et l'étude de leur déterminisme pourraient être entrepris à l'aide de l'analyse factorielle, en utilisant une combinaison de mensurations morphologiques abdominales et de données histologiques sur les ovaires. Ce travail, d'ailleurs considérable, n'a pas été tenté ici.

Les équilibres mis en évidence sur les individus immatures ne diffèrent pas fondamentalement de ceux étudiés chez les femelles ovigères ou préovigères. La saturation (négative) en facteur II, de loin la plus importante, est celle correspondant à T_3 (largeur du tergite 3). La réduction de largeur du tergite T_3 est donc non seulement la plus importante, mais aussi la plus précoce des modifications morphologiques affectant l'abdomen chez les femelles. Aux étapes suivantes de la féminisation morphologique, cette prédominance s'atténue, et chez les individus ovigères les plus féminisés, le tergite T_3, approchant de son maximum de différenciation, voit diminuer sa variance de facteur II au profit du tergite T_4. Par ailleurs, on peut remarquer que chez les jeunes femelles, le tergite T_5 (segment abdominal non ovigère) présente une saturation positive en F II.

La structure factorielle, étudiée chez les femelles immatures du Cap Corse, présente donc d'assez nettes ressemblances avec celle mise en évidence chez les femelles ovigères de première année (ou du moins, de petite taille) des populations provençales. En particulier, on note, dans les deux cas, la très forte prépondérance du facteur II dans la variance de T_3, ainsi que la valeur positive de ce même facteur dans la variance de T_5.

Une estimation comparée du facteur II n'a pas été effectuée, mais le simple examen des mensurations prises sur des individus de même taille appartenant à ces deux catégories de femelles montre que leur niveau de féminisation morphologique est peu différent.

Il semble cependant utile de remarquer que ces considérations, ne s'appuyant que sur des résultats obtenus à partir de catégories d'individus mal définies ou d'échantillons arbitrairement composés et peu comparables entre eux, ne peuvent avoir qu'un caractère indicatif.

Les résultats, exposés dans les paragraphes suivants, sont obtenus à partir d'échantillons beaucoup mieux définis de femelles préovigères et ovigères. Ils permettent de localiser la période de transformation

maxima des structures abdominales, et de préciser la possibilité d'une évolution morphologique des femelles entre deux pontes successives.

B) Équilibres morphologiques chez les femelles préovigères.

Ces individus proviennent d'un important échantillon (n = 600) récolté le 29 avril 1959. Cet échantillon s'est montré composé de quatre catégories d'individus, nettement distinctes : 1) 180 mâles, non étudiés ; 2) 120 individus femelles immatures qui ont fait l'objet de l'étude sommaire exposée dans le paragraphe précédent ; 3) 300 femelles à l'abdomen distendu par des masses d'ovocytes arrivés à maturité ; 4) une unique femelle portant une ponte. Mis à part ce dernier individu, les deux autres catégories de femelles ont pu être distinguées pratiquement sans aucune incertitude, ce qui suggère l'existence dans la population locale de plusieurs « vagues » successives et bien distinctes de femelles reproductrices.

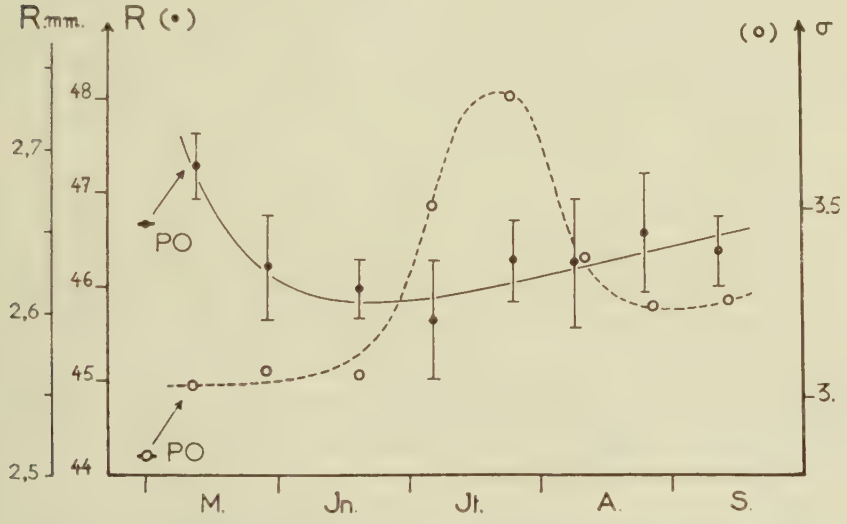

Fig. 7. — Évolution de la taille (R) et de sa variabilité (σ_R) dans une population de femelles ovigères à Centuri (Cap-Corse), au cours de l'été 1960.

La taille moyenne de ces individus est voisine de la taille moyenne des femelles ovigères récoltées pendant l'été 1960, bien que présentant avec certains des échantillons une différence significative (voir

fig. 7). L'écart-type est inférieur à tous les écarts-types calculés sur les échantillons de femelles ovigères, mais la différence n'est significative qu'avec les deux plus élevés d'entre eux (voir fig. 7). Dans l'ensemble, l'échantillon de femelles préovigères ne se distingue pas, au point de vue taille moyenne et variabilité de la taille, de l'ensemble des femelles ovigères.

Les équilibres morphologiques mis en évidence par l'analyse factorielle ont été décrits dans un paragraphe précédent, comme exemple d'équilibre morphologique abdominal chez *Clibanarius erythropus* (et chez les Pagures en général). Ils ne diffèrent pas, de façon significative, des équilibres observés chez les femelles ovigères, sauf peut-être pour ce qui est des saturations en facteur III de $Tl_{2,3,4,5}$, mais ces saturations sont des plus variables quand on passe d'un échantillon à un autre.

L'examen des dimensions moyennes des tergites permet, par ailleurs, de constater des différences importantes avec les mensurations correspondantes des femelles ovigères. Ces dimensions sont intermédiaires entre celles observées chez les mâles de même taille et celles des femelles ovigères (tableau I), bien que légèrement plus proches de ces dernières. Si l'on tient compte de ce que la féminisation morphologique débute bien avant le stade préovigère, on peut en conclure que l'étape principale de la féminisation, ou la mue la plus féminisante, est la première mue de ponte.

C) Équilibres morphologiques chez les femelles ovigères.

Les huit échantillons étudiés ici ne montrent aucune différence notable, au point de vue structure factorielle, avec les femelles préovigères. La figure 4 permet de comparer simultanément les saturations en facteurs II et III pour les onze mesures utilisées dans les deux cas (femelles préovigères et femelles ovigères de l'échantillon 1). Les valeurs portées sur ce diagramme correspondent à des vecteurs-test normalisés ; de plus, la configuration vectorielle correspondant aux femelles préovigères a été transformée à l'aide des relations de sélection pour la faire correspondre à un écart-type théorique de R, égal à celui calculé pour l'échantillon de femelles ovigères.

La seule différence notable concerne les saturations en facteurs F III de $Tl_{2,3,4,5}$, qui semblent pouvoir être considérées comme signi-

ficativement différentes dans les deux échantillons, mais la « situation factorielle » de $Tl_{2,3,4,5}$ est toujours assez mal définie et assez variable d'un échantillon à un autre, même chez les femelles ovigères. On peut donc admettre que les équilibres morphologiques ne sont pas modifiés lors de la première mue de ponte ni, d'ailleurs, lors des mues de ponte suivantes.

D) Évolution de la population de femelles ovigères.

Les huit échantillons prélevés à des dates régulièrement échelonnées permettent d'étudier l'évolution de la population de femelles ovigères durant la période de reproduction.

a) *Évolution de la taille moyenne et de la variabilité des échantillons.*

La taille moyenne et l'écart-type des échantillons (fig. 7) ne fournissent que peu d'indications quant à la nature des transformations affectant la population de femelles. La taille moyenne, compte tenu de l'effectif des échantillons étudiés, ne paraît pas subir d'évolution significative, seule la taille de l'échantillon 1 peut être considérée comme significativement supérieure à celle des échantillons suivants.

L'échantillon n° 1 a été récolté à l'extrême début de la période de reproduction, à un moment où les femelles ovigères représentaient moins de 10 % des individus récoltés (mâles et femelles), contre 50 à 70 % pour les récoltes suivantes. On peut donc le considérer comme composé d'individus précoces, un peu plus grands que la moyenne et donc non rigoureusement représentatif, au point de vue de la taille moyenne, de la première « vague » de femelles ovigères. L'analyse factorielle montre cependant qu'au point de vue des équilibres morphologiques abdominaux, cet échantillon est pratiquement identique aux deux échantillons suivants.

La taille moyenne paraît se stabiliser à partir de l'échantillon n° 2 (28 mai). L'écart-type correspondant présente une légère tendance à augmenter au cours de l'été, avec, au cours du mois de juillet, un accroissement passager mais hautement significatif, traduisant une diminution momentanée de l'homogénéité de la population. Les distributions de fréquence sont à peu près symétriques : les trois premières

(9 mai, 28 mai, 16 juin) ainsi que la dernière (11 septembre) ne diffèrent pas significativement d'une distribution normale : les quatre autres sont faiblement asymétriques avec une légère prédominance des individus de grande taille. L'évolution de l'écart-type et, dans une moindre mesure, celle de la forme des distributions de fréquence, paraissent traduire une évolution effective de la population de femelles ovigères pendant l'été. Les fluctuations de la taille paraissent également traduire l'existence de variations dans les conditions d'échantillonnage, sous la forme d'un certain tri mécanique des coquilles, variable selon l'état d'agitation de l'eau. Par ailleurs, les femelles ovigères porteuses d'une ponte proche de l'éclosion montrent une nette tendance à se tenir sous une épaisseur d'eau plus importante. Cette particularité comportementale que j'ai remarquée récemment, et dont je n'avais pas tenu compte lors de la récolte des échantillons, est également susceptible de fausser légèrement l'échantillonnage, et, en particulier, les données relatives à l'état d'évolution des pontes (fig. 8).

b) *Évolution des pontes.*

L'étude des pontes portées par les femelles ovigères permet d'essayer de dénombrer le nombre de pontes successives au cours de l'été. L'aspect et la couleur des œufs évoluent parallèlement au développement des embryons. La couleur jaune-orangé vif des œufs venant d'être pondus évolue vers une teinte générale grisâtre. Le détail le plus visible de cette évolution est l'apparition de la pigmentation oculaire des embryons. En choisissant arbitrairement une ponte pour laquelle l'embryogenèse a atteint un stade donné, on peut, par simple comparaison avec les individus des divers échantillons, établir le pourcentage de pontes ayant dépassé le stade témoin. Les pourcentages ainsi obtenus, pour chaque échantillon, en prenant comme témoin une ponte moyennement évoluée, au début de l'apparition de la pigmentation oculaire, ont été portés dans un graphique (fig. 8). Les points représentatifs se disposent de façon assez irrégulière et, au premier examen difficilement interprétable, mis à part le fait, prévisible *a priori*, que le premier échantillon ne comporte que des pontes aux tout premiers stades de l'embryogenèse, et le dernier, uniquement des pontes aux derniers stades (0 % et 100 % par rapport à la ponte témoin). L'ensemble suggère, sans le prouver rigoureusement, l'existence de trois pontes successives.

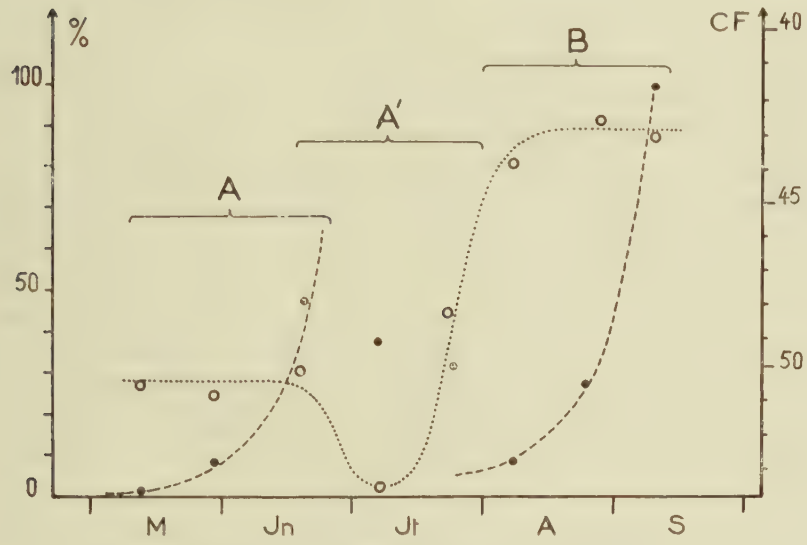

FIG. 8. — Évolution des pontes (P) et du coefficient de féminisation morphologique (CF).

c) *Analyse factorielle.*

L'analyse factorielle appliquée aux divers échantillons permet d'apporter de nouvelles précisions sur l'évolution de la population ovigère.

La structure factorielle reste essentiellement la même, mais la dispersion des vecteurs-test augmente de mai à septembre avec un maximum vers la fin de juillet.

Les trois premiers échantillons ne montrent pratiquement aucune évolution de la structure factorielle. Ces trois échantillons correspondent à une population de femelles ovigères stable et homogène. Malgré une forte évolution morphologique, la structure factorielle reste approximativement la même que celle mise en évidence chez les femelles préovigères (fig. 4).

L'échantillon n° 4 (19 juin), non étudié en détail, montre l'apparition de valeurs négatives pour quelques coefficients caractéristiques (r_{TR}, r_{TE}) traduisant l'apparition d'une certaine hétérogénéité, coïncidant avec une diminution passagère de la proportion des femelles ovigères dans la population locale.

L'échantillon n° 5 (20 juillet), étudié de façon plus complète, présente un tableau d'intercorrélations particulièrement remarquable. Ce tableau contient de nombreux coefficients négatifs, non seulement entre

T_2, T_3 et les mesures F II positives (Tl_n, E_4) mais aussi entre T_2 ou T_3 et R. La structure factorielle correspondante ne se distingue pas par des relations anormales entre les vecteurs-test, mais par leur très forte dispersion. En remplaçant, dans cet échantillon, les mensurations T_n par les mensurations Tc_n (dimensions transversales intercoxales des tergites) on accroit encore le nombre de valeurs négatives du tableau d'intercorrélations : toutes les corrélations relatives à Tc_3 sont négatives (sauf $r_{Tc_3T_1}$ et $r_{Tc_3Tc_2}$) avec les valeurs remarquables : $r_{Tc_3E_4} = -.465$ et $r_{Tc_3R} = -.235$

La conséquence la plus remarquable d'une telle structure factorielle est la nécessité d'admettre quelques saturations négatives ou nulles pour le facteur général de taille F I, du moins tant que l'on prend R comme mesure de référence définissant, à la variabilité spécifique près, le facteur F I.

Cette situation résulte, comme cela sera démontré dans le paragraphe suivant (diagramme fig. 9), d'une extrême hétérogénéité de la population de femelles ovigères à cette époque. Cette hétérogénéité ne porte essentiellement ni sur l'âge ni sur la taille des individus, mais sur leur degré de sexualisation morphologique abdominale.

Il devient absurde d'admettre, pour un tel échantillon, l'orthogonalité du facteur de féminisation morphologique « réel » (F' II) et de la taille des individus (F' I). On ne peut rendre compte, de façon vraisemblable, de l'existence d'une corrélation négative entre R et T_3, Tc_2 et Tc_3 qu'en admettant une corrélation positive entre les facteurs F' I et F' II. L'examen des structures factorielles ne fournit, néanmoins, aucun critère plausible permettant d'estimer l' « obliquité » de ces deux facteurs.

Ces considérations s'appliquent aussi, quoiqu'à un moindre degré, aux structures factorielles mises en évidence à partir des autres échantillons, en particulier les échantillons 6, 7 et 8 (août et septembre).

L'échantillon n° 5 doit être considéré comme composé de deux catégories d'individus ovigères : des individus de petite taille morphologiquement peu féminisés et des individus de taille plus élevée, morphologiquement très féminisés. Cette composition entraîne l'existence d'une importante corrélation entre la taille des individus et les phénomènes de féminisation. En réalité, la différence de taille moyenne entre ces deux catégories d'individus est faible et malaisée à estimer : la distribution de fréquence des tailles dans l'échantillon 5 n'est pas bimodale,

mais seulement légèrement asymétrique avec prédominance des individus de taille élevée.

d) *Coefficient de féminisation morphologique.*

On peut, à partir d'un tableau d'intercorrélations et de la série des saturations correspondantes en F I, F II et F III, estimer ces facteurs. L'équation d'estimation obtenue facilement à l'aide de la méthode classique de condensation pivotale d'Aitken, peut être établie à partir de la totalité des mesures employées, ce qui représente la meilleure solution théorique, du moins dans les limites de l'échantillon utilisé. Pour pouvoir étendre cette estimation à d'autres échantillons, il est nécessaire de se limiter à un nombre plus restreint de mesures, considérées comme les plus caractéristiques et dont les relations sont les plus stables.

L'estimation du facteur II (F II), considéré comme correspondant au facteur de différenciation sexuelle morphologique ou, du moins, à sa composante orthogonale à F I, peut être utilisée pour estimer le degré de féminisation morphologique de chaque individu.

L'estimation d'un tel « coefficient de féminisation morphologique » n'est valable, en toute rigueur, que pour l'échantillon à partir duquel elle a été calculée. Dans le cas présent, les échantillons étudiés sont suffisamment voisins pour que la même équation d'estimation soit étendue à tous, sans erreurs importantes. En particulier, les structures factorielles établies pour chacun d'entre eux ne présentent que des différences assez faibles, et les structures aberrantes apparaissant à partir de l'échantillon n° 4, peuvent, *a priori*, être considérées comme correspondant non à une modification des équilibres morphologiques, mais à une hétérogénéité des échantillons, au point de vue degré de féminisation des individus les composant. La comparaison des résultats de l'analyse factorielle pour les divers échantillons m'a conduit à éliminer les mesures Tl_n dont la « situation factorielle » paraît toujours assez mal définie, et à ne conserver, pour établir l'équation d'estimation, que les mesures T_n, E_4 et R.

Afin de pouvoir éventuellement étendre l'estimation de F II aux individus parasités mâles ou femelles, chez lesquels les pléopodes 2, 3 et 4 ne présentent pas d'élongation ovigère véritable, je me suis limité à l'utilisation de 5 mesures seulement : T_2, T_3, T_4, T_5 et R. L'équa-

tion d'estimation de F II a été calculée à partir du tableau d'intercorrélations de l'échantillon 1 (9 mai), échantillon considéré comme le plus homogène de la série et dont la résolution des intercorrélations en trois facteurs centroïdes est particulièrement précise.

L'équation d'estimation de F II est la suivante :

$$\widehat{F\,II} = +.4219\ T^*_2 + .6509\ T^*_3 + .0831\ T^*_4 - .3221\ T^*_5 - .2887\ R^*$$

R* et T^*_n étant les mesures normalisées ($\sigma = 1$ et $m = 0$) correspondant à R et T_n.

Pour calculer ce coefficient de féminisation morphologique, j'ai simplement divisé les 5 coefficients de l'équation d'estimation par les écarts-types des mesures utilisées (écarts-types de l'échantillon 1). La valeur de F II ainsi obtenue pour chaque individu diffère de la valeur obtenue à partir des mesures normalisées par une constante, ce qui est sans importance ici, l'estimation de F II servant simplement à classer les individus ou les groupes d'individus de tailles très voisines, selon un ordre de féminisation croissante.

Le coefficient de féminisation a été calculé pour la totalité des femelles ovigères et préovigères étudiées ici. Les valeurs obtenues ont servi à établir les polygones de fréquence groupés dans la fig. 9. Ce diagramme permet d'intéressantes constatations sur l'évolution morphologique abdominale de la population de femelles reproductrices, ainsi que sur la composition de cette population. Pour simplifier ce diagramme, 4 polygones de fréquence seulement y ont été superposés (ceux établis à partir d'échantillon de 300 individus). Le polygone de fréquence correspondant à l'échantillon 3, pratiquement identique au polygone de fréquence de l'échantillon 1, n'a pas été représenté (voir également le tableau VI et la fig. 31).

e) *Structure et évolution de la population ovigère.*

Le premier fait qui se dégage de la comparaison des distributions de fréquence du coefficient de féminisation (fig. 9) est l'importance de l'écart morphologique existant entre les femelles préovigères et les femelles ovigères et ce, malgré la quasi-identité des équilibres morphologiques dans les deux catégories d'individus.

Par ailleurs, si les trois premiers échantillons (mai et juin) présentent des distributions de fréquence de $\widehat{F\,II}$ unimodales et symétriques, une

nette asymétrie apparaît à partir de l'échantillon 5, mais s'atténue dans les trois derniers échantillons.

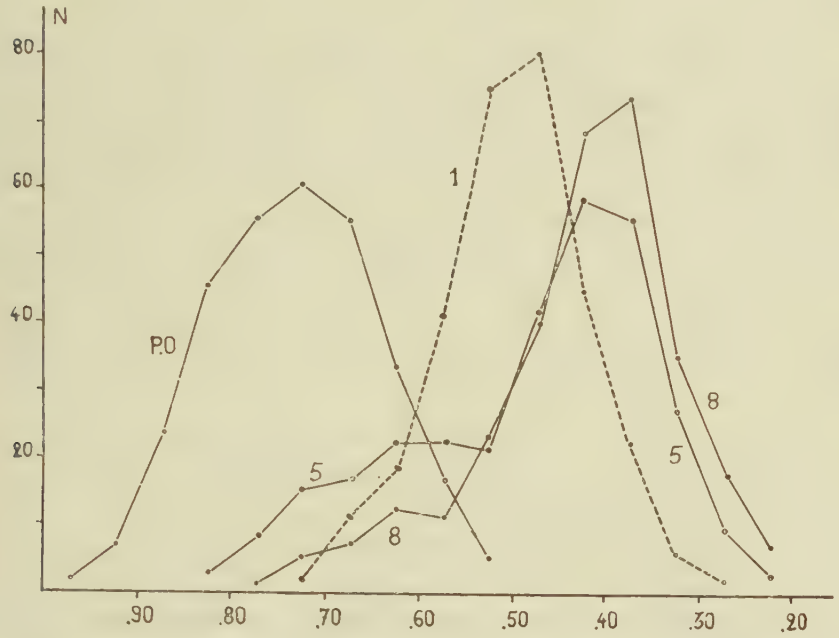

FIG. 9. — Distribution de fréquence du coefficient de féminisation morphologique. P.O. : femelles préovigères. 1, 5 et 8 : femelles ovigères prélevées respectivement en mai, fin juillet et au début de septembre 1960 (voir aussi fig. 31).

En définitive, l'examen des distributions de fréquence du coefficient de féminisation suggère l'existence simultanée ou successive de quatre catégories parmi les individus étudiés.

1) Femelles préovigères. Leur nombre décroît très rapidement durant le mois de mai. Les échantillons récoltés en juin en contiennent une faible proportion, mais il est difficile de distinguer les femelles ayant déjà porté une ponte des vraies femelles préovigères. Pour ces raisons, je me suis limité à l'étude de l'échantillon de femelles préovigères récolté fin avril, échantillon très homogène correspondant à une première « vague » de femelles ovigères.

2) Femelles ovigères portant leur première ponte. Les caractéristiques statistiques de cette catégorie d'individus paraissent rester stables jusque vers le milieu de juin (échantillon 3).

Deux autres maxima de fréquence du coefficient de féminisation

correspondent à deux autres catégories d'individus, succédant à la précédente, et dont l'une au moins en est dérivée directement (individus du groupe 2, portant leur seconde ponte).

3) Femelles devenues ovigères au début de juillet. Cette catégorie manifestement peu importante en nombre comprend des individus morphologiquement peu féminisés et ne dérive probablement pas du premier groupe de femelles ovigères, en moyenne beaucoup plus féminisées.

4) Femelles constituant la population ovigère vers la fin de l'été. Cette dernière catégorie, bien identifiable à partir de l'échantillon 5 (20 juillet) comprend des individus très féminisés. Ces individus paraissent aussi nombreux que ceux du groupe 2 et peuvent être considérés comme des femelles ovigères de la première « vague » portant leur seconde ponte.

Dans cette hypothèse, il y aurait évolution morphologique des structures abdominales, non seulement lors de la première mue de ponte, mais également lors de la seconde.

La majeure partie des individus effectuent donc deux pontes seulement. Les individus peu féminisés du milieu de l'été n'effectuent, probablement, qu'une seule ponte, mais il n'est pas impossible qu'une partie d'entre eux puissent en effectuer une seconde et se joindre ainsi à la dernière « vague » de femelles ovigères. Enfin, il n'est pas non plus exclu que certains individus très précoces de la première vague puissent porter jusqu'à trois pontes successives.

Diverses études sur la reproduction de *Clibanarius erythropus* (Carayon, 1941) et de *Diogenes pugilator* (Bloch, 1935) conduisent leurs auteurs à admettre un nombre plus élevé de pontes successives, quatre en moyenne, d'ailleurs sans apporter la preuve que ces pontes successives soient portées par les mêmes individus. Il faut également remarquer que ces études portent sur des populations de la Manche ou de l'Atlantique, dont la biologie diffère peut être sensiblement de celle des populations de la Méditerranée.

La succession de ces trois pontes au cours de l'été est schématisée dans un diagramme (fig. 8). A et A' représentent les deux premières pontes effectuées par deux stocks différents d'individus, et B la ponte terminale effectuée par les individus du premier stock et succédant à la ponte A.

Il paraît très probable, quoique le matériel étudié ici ne puisse le

prouver de façon rigoureuse, que les individus du stock A' sont de taille légèrement inférieure à celle des individus du stock A. Leur nombre, malaisé à estimer de façon correcte, est de toute évidence assez faible (< 1/5 du nombre total de femelles ?). On peut, par ailleurs, constater que le mois de juillet est caractérisé par une diminution de la population de femelles ovigères dans les trois stations que j'ai étudiées sur les côtes corses (Cap Corse, Ajaccio, Santa-Manza) (fig. 10). Cette période représente l'interponte principale, mais elle est partiellement comblée par l'arrivée d'un stock supplémentaire de femelles ovivères.

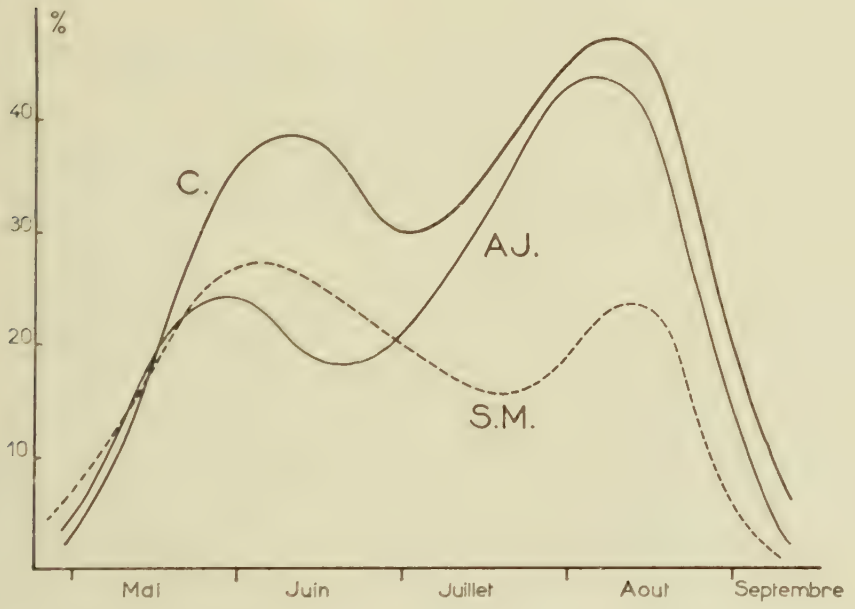

FIG. 10. — Fréquence totale des femelles ovigères dans trois stations de Corse : C. : Centuri (Cap Corse) ; AJ. : Ajaccio ; S.M. : Santa-Manza. Diagramme établi d'après des prélèvements effectués en 1959, 1960, 1961 et 1963 (pour C., les ordonnées devraient être multipliées par 1,35).

La signification des individus ovigères supplémentaires ne peut être établie, de façon certaine, à partir des données disponibles ici. L'hypothèse la plus simple consiste à admettre que la majeure partie des individus (individus A puis B) est issue de la première ponte de l'année précédente (ponte A) ; les individus A' seraient essentiellement les survivants de la génération d'arrière-saison (ponte B), ce qui suppose pour cette catégorie d'individus un taux d'élimination très supérieur à celui

des individus issus de la ponte A. Les individus issus de la ponte supplémentaire A′ seraient également éliminés en grande partie.

Les échantillons étudiés ici ayant été récoltés pendant la seule années 1960, on pourrait penser que ce cycle ne se reproduit pas obligatoirement identique à lui-même, d'une année à l'autre. Deux échantillons supplémentaires provenant de la même station, l'un récolté en août 1956, l'autre en juin 1961, années pourtant assez différentes l'une de l'autre (1956 étant, en particulier, marquée par un hiver exceptionnellement froid), s'intègrent cependant de façon parfaite dans la série des échantillons de 1960, ce qui semble démontrer la stabilité du cycle dans une station donnée.

Chapitre VIII

DIOGENES PUGILATOR (ROUX) 1828, SYSTÉMATIQUE. ANATOMIE ET BIOLOGIE (GÉNÉRALITÉS)

A) Position systématique et répartition géographique.

Diogenes pugilator paraît être la seule espèce européenne et méditerranéenne du genre *Diogenes* Heller 1863, du moins si l'on admet l'identité spécifique, assez douteuse, des *Diogenes* de la Méditerranée et de l'Atlantique.

La répartition géographique de cette espèce est très vaste et assez difficile à définir exactement (Codreanu, 1940). — On la trouve dans l'Atlantique depuis Kotonou, dans le golfe de Guinée (Bouvier), jusque sur les côtes méridionales de l'Irlande et de l'Angleterre (Selbie, Normann et Scott), ainsi que sur tout le littoral atlantique français jusque dans la région de Dunkerque. On la trouve également sur tout le littoral de la Méditerranée et de ses dépendances : Adriatique (Pesta, 1918), Marmara, Bosphore et Mer Noire (Sowinski, 1898 ; Zernov, etc.).

Diogenes pugilator est une espèce littorale ou sub-littorale fouisseuse, inféodée aux fonds sablonneux fins, et qui devient plus rare sur les fonds vaseux ou sur sable grossier. Ce Pagure descend beaucoup plus en profondeur que *Clibanarius erythropus* : on peut le trouver depuis 2 mètres jusqu'à 80 mètres de profondeur. Dans certaines stations très abritées (petites criques ensablées), on peut le trouver sous quelques centimètres d'eau seulement et, dans quelques stations méditerranéennes de ce type (ex. : Golfe de Figari, Corse), il peut cohabiter avec *Clibanarius erythropus* : les *Diogenes* occupent de petites zones sableuses entre des rochers ou des pierres sur lesquels se tiennent les *Clibanarius*. Dans l'Atlantique, comme dans la Méditerranée, on note quelques différences écologiques entre individus de sexe ou d'âge diffé-

rents. Les très jeunes individus sont assez littoraux ; les stades subadultes vivent à des profondeurs plus importantes d'où ils remontent en été lors de la reproduction. Ces différences d'habitat, mieux marquées que chez *Clibanarius erythropus*, font de l'échantillonnage correct d'une population locale un problème pratiquement insoluble.

B) Identité spécifique des populations atlantiques et méditerranéennes.

Diogenes pugilator est connu depuis longtemps pour sa grande variabilité morphologique (cf. *D. varians* (Costa) 1836). On considère généralement comme description typique de l'espèce, celle donnée par Bouvier (1891), à partir d'exemplaires de l'Atlantique français. Concernant les *Diogenes* du bassin méditerranéen, on possède d'assez nombreuses descriptions récentes : Makarov (1938), Bulgurkov (1938) et Leachov (1940) pour la Mer Noire, Pesta (1918) pour l'Adriatique, Forest (1955, 1956) et Forest et Guinot (1956) pour la Méditerranée proprement dite. — La comparaison de ces diverses descriptions (Codreanu, 1941, 1959) permet de mettre en évidence quelques différences faibles mais très constantes entre les *Diogenes* de l'Atlantique et ceux de la Méditerranée : en particulier, les écailles antennaires (acicules) sont beaucoup plus courtes que les pédoncules oculaires chez les exemplaires méditerranéens, alors qu'elles atteignent l'extrémité de l'œil chez ceux de l'Atlantique.

L'examen des structures abdominales m'a permis de constater une différence plus remarquable, portant sur le développement des pléopodes chez les femelles. Chez les *Diogenes* de l'Atlantique, un endopodite apparaît sur les pléopodes 2, 3 et 4 des femelles dès le premier stade pagure (second stade post-larvaire). Chez les *Diogenes* méditerranéens (Codreanu, 1941, 1959), il existe au contraire un état neutre, uniramé, des pléopodes, commun aux jeunes des deux sexes ; l'endopodite caractéristique des pléopodes des femelles n'apparaît que tardivement, corrélativement au développement ovarien. Ces différences dans les modalités de la différenciation sexuelle normale entraînent des différences dans l'action morphologique des parasites. Ces faits seront examinés de façon plus détaillée dans le chapitre relatif au parasitisme chez *Diogenes pugilator*.

C) Morphologie abdominale.

Le genre *Diogenes* appartient typiquement à la sous-famille des Diogénines, au sein de laquelle il représente, cependant, un type assez isolé, sans affinités étroites avec aucun autre genre de la même sous-famille, et que diverses particularités morphologiques rapprochent, assez curieusement, des Pagurinés.

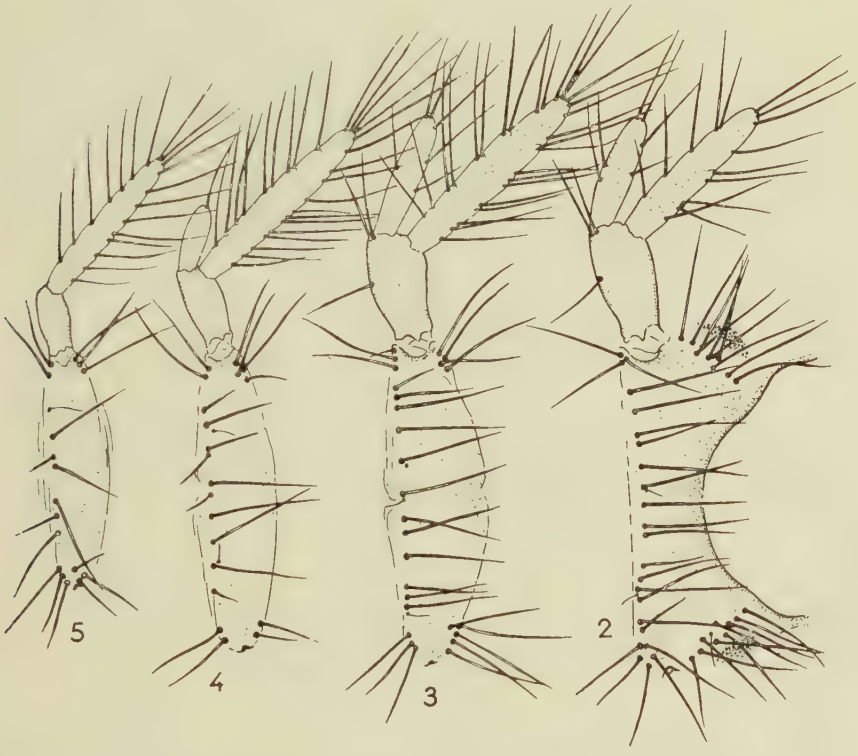

Fig. 11. — *Diogenes pugilator* femelle. Pléopodes et tergites 2, 3, 4 et 5 (second stade post-larvaire).

Le genre *Diogenes* est bien défini par un certain nombre de caractères morphologiques dont les deux plus remarquables sont les suivants : *a*) présence d'une épine rostrale articulée sur le bord frontal du céphalothorax ; *b*) aspect trifurqué de l'uropode droit, dû à la présence d'un processus basipodial inarticulé ressemblant par sa forme et

son revêtement écailleux à un endopodite supplémentaire (Codreanu, 1958 ; Forest, 1952).

L'hétérochélie est très marquée avec, comme chez tous les Diogénines, prépondérence du chélipède gauche. Ce chélipède est un variant sexuel caractérisé dont la croissance relative est beaucoup plus importante chez les mâles. Chez les femelles (et les jeunes mâles), le carpopodite de ce chélipède présente une « apophyse carpienne » caractéristique (Codreanu, 1959).

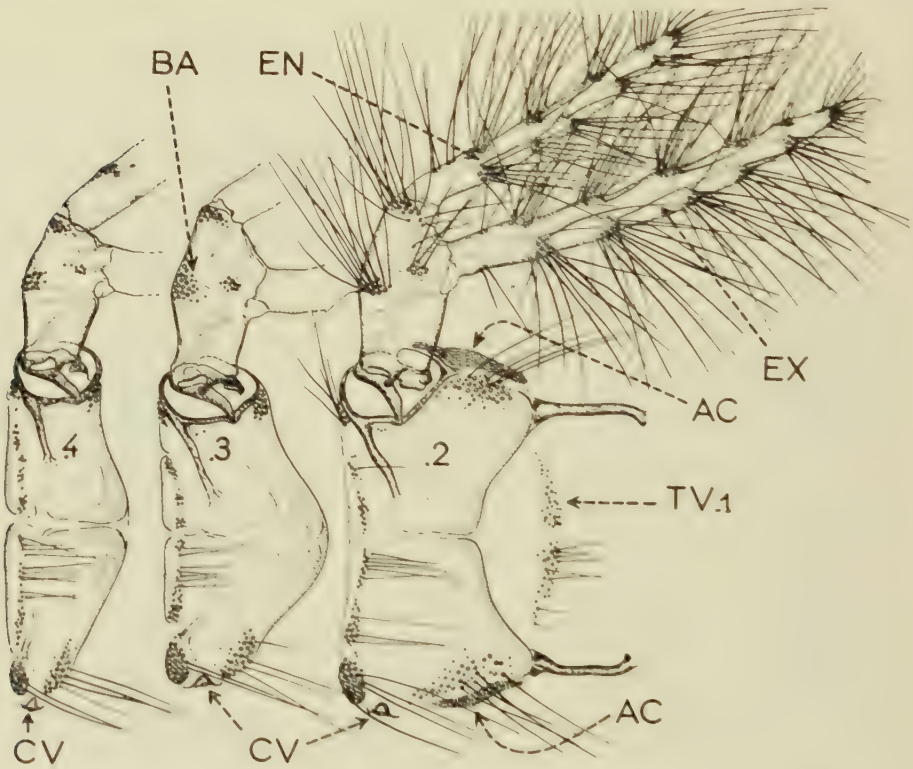

Fig. 12. — *Diogenes pugilator* femelle. Pléopodes et tergites 2, 3 et 4 (adulte ovigère). TV : rudiments du tergite I ; BA : basipodites ; EN : endopodite ; EX : exopodite ; CV : cavités coxales vestigiales droites ; AC : aires criblées du tergite 2.

La morphologie abdominale (fig. 11, 12 et 13) n'offre pas de particularités bien remarquables. Les tergites sont entiers comme chez *Clibanarius*, toutefois, le tergite 5 est court avec une étroite zone centrale peu sclérifiée. La pilosité est plus importante et la chétotaxie mieux définie que chez *Clibanarius*. Il subsiste des vestiges assez nets (et

facilement mesurables) du premier tergite abdominal. Le dimorphisme sexuel des tergites abdominaux est un peu mieux marqué que chez *Clibanarius* et, comme chez cette dernière espèce, paraît relever en totalité d'une différenciation sexuelle secondaire à controle hormonal.

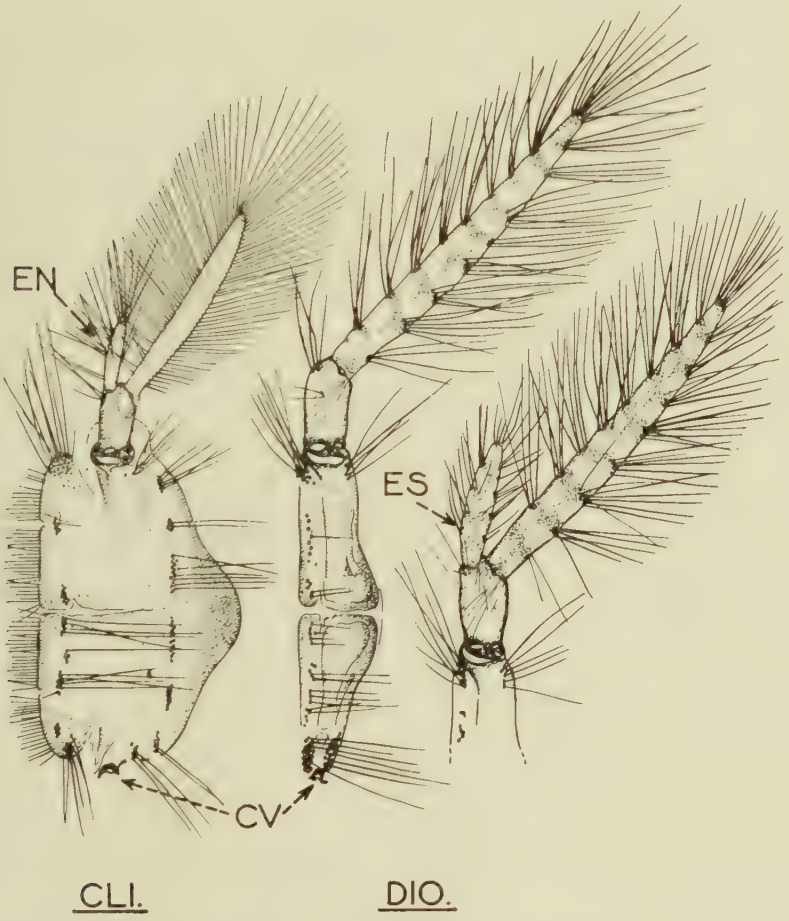

FIG. 13. — Pléopode et tergite 5 chez *Clibanarius erythropus* femelle (CLI.) et *Diogenes pugilator* femelle (DIO.). EN : endopodite normal de *Clibanarius* ; ES : endopodite anormal supplémentaire de *Diogenes* ; CV : cavité coxale droite vestigiale.

Les pléopodes sont d'un type assez particulier. Le basipodite ressemble étroitement, par sa forme et sa structure, au basipodite de *Clibanarius*. Les rames exo- et endopodiales ont le même aspect allongé et aplati : elles présentent des deux côtés une succession régulière de

bouquets de soies que Codreanu (1959) considère comme marquant les emplacements d'articulations disparues. Cette interprétation paraît peu vraisemblable : la segmentation multiple, qui caractérise les exopodites chez beaucoup de Crustacés, est une segmentation secondairement acquise et non une condition primitive. Appliquée à la rame endopodiale, cette interprétation est encore moins acceptable : l'endopodite des pléopodes est typiquement biarticulé chez la plupart des Pagures (les endopodites bifurqués de *Dardanus* et des genres voisins paraissant eux-mêmes dériver d'une condition primitive biarticulée). En définitive, les pléopodes de *Diogenes* peuvent être considérés comme plus évolués (ou plus spécialisés) que ceux de la plupart des autres genres de Pagures.

Chez les mâles, l'endopodite est absent, mais l'exopodite a la même stucture que chez les femelles. Le pléopode 5 est uniramé dans les deux sexes. Les pléopodes des mâles et le pléopode 5 des femelles présentent un pourcentage assez élevé d'anomalies ($\# 5\ ^{0}/_{0}$) consistant en la présence d'un endopodite plus ou moins développé. Ces anomalies se retrouvent avec une fréquence semblable dans les populations de l'Atlantique aussi bien que dans celles de la Méditerranée, malgré les différences existant entre ces deux populations dans les modalités du développement et de la différenciation sexuelle des pléopodes.

Chez les femelles adultes, les pléopodes s'accroissent fortement sans, toutefois, présenter de transformations morphologiques aussi importantes que celles observées chez *Clibanarius*. Comme chez *Clibanarius* et de nombreux autres genres de Diogéninés, les œufs se fixent sur les deux rames des pléopodes.

Chapitre IX

LES ÉQUILIBRES MORPHOLOGIQUES ABDOMINAUX CHEZ *DIOGENES PUGILATOR* FEMELLE

A) Matériel utilisé. Choix des mensurations.

Comme chez *Clibanarius erythropus*, la différenciation sexuelle abdominale acquise progressivement, et en faible corrélation avec la croissance générale, entraîne l'existence d'amples équilibres morphologiques abdominaux.

Ces équilibres ont été, comme précédemment, étudiés à l'aide de l'analyse factorielle centroïde. Les mensurations abdominales sont, comme celles prises sur *Clibanarius*, au nombre de cinq par segment : longueur du basipodite, de l'endopodite et de l'exopodite du pléopode, largeur et longueur du tergite.

Les points de repère morphologiques ont été choisis de façon à obtenir la plus grande homologie possible des mesures avec celles prises sur *Clibanarius*. Seule la définition de la largeur des tergites est un peu différente : la largeur totale du bord postérieur des tergites étant difficile à définir, faute de points de repère suffisamment stables du côté gauche, j'ai utilisé la distance entre l'angle postérieur droit, bien caractérisé par un fort tubercule sétifère et le bord interne de la cavité coxale gauche. Toutes ces mesures sont schématisées dans la fig. 3 (voir chapitre v).

Le choix des mesures utilisables dans l'analyse centroïde, c'est-à-dire la sélection d'un ensemble de mesures aussi nombreuses et aussi variées que possible, mais introduisant un nombre minimum de facteurs communs, a été effectué à partir des résultats obtenus dans l'étude de *Clibanarius erythropus*. J'ai donc conservé toutes les mensurations

des tergites (y compris la largeur du tergite vestigial 1, non mesurable chez *Clibanarius*), et j'ai éliminé toutes les mesures des pléopodes sauf deux (longueur des exopodites 4 et 5). Comme précédemment, le coefficient $r_{E_4E_5}$ a été remplacé par une estimation plus faible, afin d'éliminer les facteurs locaux propres aux pléopodes. J'ai accessoirement introduit dans l'analyse (femelles ovigères d'Arcachon) une seconde mesure extra abdominale, la longueur du carpopodite du chélipède gauche. La dimension de référence R (longueur de la partie céphalique de la carapace) a été définie comme chez *Clibanarius* (fig. 16).

Le matériel disponible pour cette étude était considérablement moins abondant que celui utilisé dans l'étude de *Clibanarius erythropus*. En particulier, je n'ai pu disposer d'échantillons suffisamment importants de femelles juvéniles et immatures, et j'ai dû me limiter à l'étude de trois échantillons de provenances différentes : deux échantillons méditerranéens, l'un (femelles ovigères) récolté à Banyuls en juillet 1959, l'autre (femelles préovigères) récolté dans le sud de la Corse à Santa-Manza en avril 1960, et un unique échantillon atlantique (femelles ovigères) récolté à Arcachon en juillet 1962.

B) Femelles préovigères.

L'échantillon étudié ici a été récolté par une faible profondeur (moins de 2 m) sur les plages du golfe de Santa-Manza près de Bonifacio. Afin de pouvoir comparer directement les résultats de l'analyse factorielle à ceux obtenus à partir de l'échantillon de 250 femelles ovigères étudiées dans le paragraphe suivant, l'échantillon total a été légèrement « rectifié » pour obtenir dans les deux cas, la même moyenne et le même écart-type de la dimension de référence R. L'effectif de cet échantillon est assez faible ($n = 130$).

Le tableau d'intercorrélations contient des coefficients très variés, en moyenne assez peu élevés, sans toutefois présenter des valeurs négatives (r compris entre $+ 0{,}20$ et $+ 0{,}92$).

L'analyse factorielle fournit 3 facteurs centroïdes significatifs, à partir desquels on peut restituer de façon convenable les corrélations expérimentales. La précision atteinte reste cependant inférieure à celle obtenue dans l'étude des femelles préovigères de *Clibanarius erythropus*.

La transformation orthogonale de la matrice des facteurs centroïdes a été établie à partir des résultats obtenus dans l'étude de *Clibanarius*, et en utilisant les mêmes hypothèses :

a) Le vecteur-test correspondant à la dimension de référence R sert à définir, *a priori*, le premier axe de la configuration factorielle (facteur général de taille F I) ;

b) Les axes des deux facteurs secondaires ont été définis après examen de la structure factorielle, selon la méthode des vecteurs étendus de Thurstone. Cette disposition est semblable à celle mise en évidence chez les femelles de *Clibanarius erythropus*, aux divers stades de la différenciation sexuelle abdominale. J'ai donc appliqué à la matrice des facteurs centroïdes une transformation orthogonale **Z** remplissant les mêmes conditions. En prenant T_2 comme vecteur-directeur, **Z** doit être tel que si on a $\mathbf{F} = f\,\mathbf{Z}$ et $\mathbf{F}\,(T_2, R) = f\,(T_2, R)\,\mathbf{Z}$, on ait :

$$\mathbf{F}\,(T_2, R) \quad \begin{bmatrix} F\,I_{T_2} & F\,II_{T_2} & 0 \\ F\,I_R & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

En plus des variations de dimensions attribuables au facteur général de taille F I, on peut donc, comme dans le cas de *Clibanarius*, définir chez les femelles préovigères de *Diogenes pugilator* deux équilibres morphologiques indépendants :

a) Un équilibre majeur relevant du facteur F II. F II est considéré comme correspondant à un facteur de différenciation sexuelle secondaire, en faisant, toutefois sur cette interprétation les réserves exposées précédemment à propos de *Clibanarius*. Les saturations en F II sont assez voisines de celles obtenues chez *Clibanarius* : saturations négatives pour T_1, T_2, T_3 et T_4, approximativement nulles pour T_5 et nettement positives pour toutes les autres dimensions, y compris E_5. Toutefois, chez *Diogenes*, la plus forte saturation négative en F II correspond à T_2 et non à T_3. On peut également remarquer que T_1 (largeur de la petite zone sclérifiée et pilifère interprétée comme un vestige du tergite I) présente une forte saturation négative en F II.

b) Un équilibre accessoire relevant du facteur F III. Cet équilibre dont la signification n'est pas clairement établie est, de toute évidence, homologue de l'équilibre accessoire observé chez *Clibanarius*. Il n'intéresse ni T_2, ni les pléopodes, ni, de façon significative, les longueurs

des tergites (Tl_x), à l'exception de Tl_7 qui présente, comme T_3, T_4 et T_5, une notable saturation négative en F III (l'orientation de l'axe F III étant d'ailleurs strictement arbitraire, en l'absence de tout renseignement sur la nature du ou des facteurs biologiques en cause).

C) Femelles ovigères de la Méditerranée.

L'échantillon (n = 250) étudié ici a été recolté en juillet 1959 à Banyuls (plage du laboratoire Arago). La moyenne de la taille (R) est faiblement, mais significativement supérieure à celle de l'échantillon total précédent (R = 3,499 contre R = 3,567) ; l'écart-type est très semblable (σ = ,342 contre σ = ,337).

TABLEAU VIII

Facteurs centroïdes (f) obtenus à partir du tableau VII et facteurs après transformation orthogonale (F = fZ).

	f			F = fZ		
	I	II	III	I	II	III
T_1	,7484	—,3770	,1854	,7464	,4467	,1185
T_2	,7720	—,6360	,0713	,7508	,6847	,0...
T_3	,7968	—,3532	,0466	,7860	,3811	,1186
T_4	,9247	,1747	,2088	,8972	,2632	,2864
T_5	,9279	,0362	,1727	,9143	,0439	,2483
T_6	,9208	,2471	,0741	,9324	,2125	,0407
T_7	,8914	,3298	,0835	,9064	,2963	,0304
T_8	,8524	,4208	,0117	,8637	,3892	—,0539
T_9	,8039	,2241	,1419	,8371	,1945	,2104
T_{10}	,8362	,3688	,0822	,8584	,3360	,0171
T_{11}	,7698	,0786	,0528	,7740	,0497	,0100
R	,9402	,0554	,0775	,9441	,0...	,0...

$$Z = \begin{pmatrix} ,995920 & ,036436 & ,082531 \\ ,037510 & ,999229 & ,011502 \\ ,082068 & ,014552 & ,996520 \end{pmatrix}$$

Le tableau d'intercorrélations présente des coefficients un peu moins variés et, dans l'ensemble, un peu plus élevés que ceux obtenus à partir

des femelles préovigères, ce qui indique une amplitude un peu plus faible des équilibres morphologiques.

L'analyse factorielle fournit, comme précédemment, trois facteurs centrodes significatifs permettant de restituer les corrélations expérimentales avec une précision élevée (tableaux VII et VIII).

La configuration factorielle est très voisine de celle obtenue à partir des femelles préovigères et sa principale particularité, la disposition dans un même plan des vecteurs-test T_g, R et E_4, s'y trouve même réalisée de façon plus précise. On peut, cependant, noter quelques différences paraissant significatives (fig. 14), parmi les saturations en

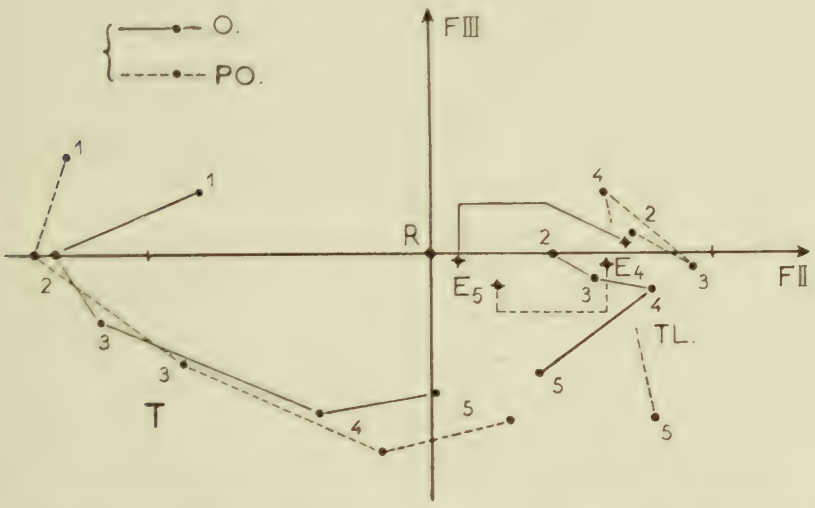

FIG. 14. — Saturations comparées en F II et F III chez *Diogenes pugilator* préovigère (Santa-Manza, Corse) et ovigère (Banyuls).

F II, celle de T_1 (négative) est moins importante et celle de E_5 (positive) devient pratiquement nulle, etc... Il est néanmoins nécessaire de remarquer qu'il s'agit de deux populations d'origine géographique assez différente ; certaines différences observées dans les structures factorielles peuvent n'être pas dues uniquement à l'évolution des équilibres morphologiques, corrélative du passage du stade préovigère au stade ovigère. La comparaison graphique des configurations factorielles (fig. 14 et fig. 4) permet cependant de constater un certain parallélisme dans l'évolution des équilibres morphologiques abdominaux chez *Diogenes* et chez *Clibanarius*. Cette constatation suggère, d'une part,

que la comparaison des équilibres morphologiques dans les deux populations de *Diogenes* est moins arbitraire qu'elle pourrait le paraître *a priori* et, d'autre part, que les populations de *Diogenes* de la Méditerranée, contrairement aux populations de *Clibanarius*, diffèrent assez peu les unes des autres.

D) Femelles ovigères de l'Atlantique.

L'échantillon (n = 250) étudié ici a été récolté en juillet 1962 à Arcachon (plage des Abbatilles). La taille moyenne des individus est beaucoup plus faible que dans les populations méditerranéennes (R = 2,667 mm ; σ_R = 0,252 mm), mais, si l'on compare cet échantillon à une sélection de femelles ovigères de même taille provenant de la Méditerranée, on peut constater que les dimensions moyennes des diverses structures abdominales ne sont pas, dans l'ensemble, significativement différentes.

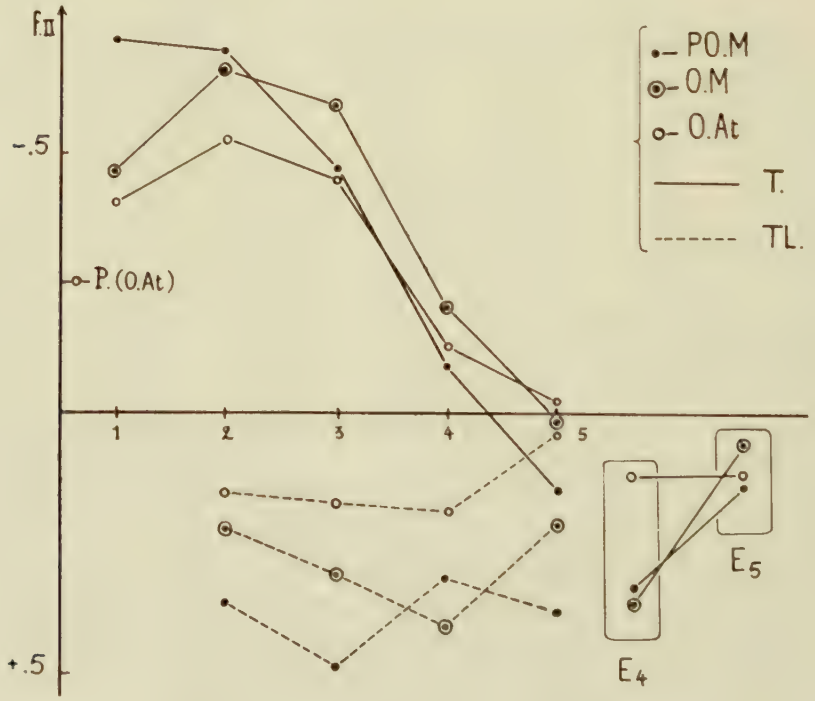

Fig. 15. — Saturations comparées en F II chez *Diogenes pugilator* ovigère d'Arcachon (OAt.) et de Banyuls (O), et préovigère de Corse (PO). Vecteurs-test normalisés et sélection sur R corrigée.

	T_1	T_2	T_3	T_4	T_5	Tl_2	Tl_3	Tl_4	Tl_5	E_4	E_5	R
T_1	.											
T_2	.8295	.										
T_3	.7994	.9672	.									
T_4	.7038	.8134	.8398	.								
T_5	.6509	.6712	.7360	.8872	.							
Tl_2	.6052	.5659	.5913	.7927	.8504	.						
Tl_3	.5539	.4838	.5173	.7607	.8455	.9144	.					
Tl_4	.4816	.3902	.4481	.7109	.8148	.8926	.8932	.				
Tl_5	.5438	.5192	.5676	.7799	.8355	.8302	.8472	.8197	.			
E_4	.4927	.4232	.4619	.6911	.7631	.8587	.8507	.8812	.8071	.		
E_5	.5568	.5424	.5718	.6882	.6954	.7349	.7212	.6866	.6692	.8023	.	
R	.6997	.7032	.7230	.8606	.8712	.8823	.8410	.8033	.8009	.8172	.7361	.

TABLEAU IX

Diogenes pugilator (♀ ovigères ; Arcachon, 1962). Tableau d'intercorrélations.

	T_1	T_2	T_3	T_4	T_5	Tl_1	Tl_2	Tl_3	Tl_4	Tl_5	E_4	E_5	P
T_1	.												
T_2	.8588	.											
T_3	.8435	.9381	.										
T_4	.8251	.8744	.8912	.									
T_5	.8067	.8564	.8685	.9375	.								
Tl_2	.7501	.7628	.7972	.9102	.9286	.							
Tl_3	.7769	.7620	.7664	.8985	.9062	.9336	.						
Tl_4	.7528	.7303	.7364	.9050	.8718	.9168	.9568	.					
Tl_5	.7684	.7616	.7720	.8473	.8557	.8545	.8875	.8735	.				
E_4	.7659	.7749	.8054	.9097	.9207	.9303	.9117	.9208	.8558	.			
E_5	.7577	.7874	.8287	.9123	.9283	.9338	.9238	.9121	.8686	.9200	.		
R	.8143	.8426	.8650	.9313	.9579	.9213	.9202	.9167	.8636	.9362	.9326	.	
P	.8484	.8806	.9001	.9353	.9151	.8701	.8654	.8356	.8312	.8858	.8793	.9088	.

Le tableau d'intercorrélations correspondant à cet échantillon n'est pas très différent de ceux obtenus à partir des échantillons méditerranéens. Il présente cependant des coefficients en moyenne un peu plus élevés et surtout beaucoup moins variés (r compris entre $+.73$ et $+.96$), ce qui indique une amplitude nettement plus faible des équilibres morphologiques abdominaux.

TABLEAU X

Facteurs centroïdes (f) obtenus à partir du tableau IX et facteurs après transformation orthogonale (**F** = f**Z**).

	f.			F. = f.Z		
	fI	fII	fIII	FI	FII	FIII
T_1	.8556	—.2351	—1.359	.8318	—.3155	—.1201
T_2	.8896	—.3839	—.0418	.8615	—.4453	.0...
T_3	.9046	—.3424	.0850	.8855	—.3812	—.1155
T_4	.9678	—.0511	.0942	.9642	—.1074	—.0209
T_5	.9653	.0191	.1181	.9695	—.0252	—.0747
Tl_2	.9448	.1929	.0809	.9576	.1391	—.0049
Tl_3	.9469	.2195	—.1328	.9503	.1237	.2097
Tl_4	.9320	.2552	—.1309	.9377	.1600	.2143
Tl_5	.8978	.1020	—.1318	.8944	.0123	.1838
E_4	.9459	.1525	.0723	.9558	.0978	—.0044
E_5	.9506	.1507	.0740	.9605	.0960	—.0062
R	.9705	.0587	.0500	.9736	.0...	.0...
P	.9466	—.1381	.0435	.9375	—.1922	.0332

$$\mathbf{Z} = \begin{vmatrix} .996858 & -.069152 & -.038614 \\ .060294 & .978715 & -.196166 \\ .051358 & .193221 & .979810 \end{vmatrix}$$

L'analyse factorielle fournit trois facteurs centroïdes à partir desquels on peut obtenir une assez bonne restitution des corrélations expérimentales. En appliquant à ces facteurs une transformation orthogonale remplissant les conditions définies précédemment on constate que l'équilibre majeur, relevant du facteur F II est pratiquement identique à celui mis en évidence chez les femelles ovigères de Banyuls. Par contre des différences notables apparaissent au niveau de l'équilibre accessoire (F III) ; contrairement à ce que l'on observe chez les *Diogenes* médi-

terranéens. Tl_3, Tl_4 et Tl_5 présentent ici une forte saturation positive en F III.

Il est difficile d'affirmer que ceci corresponde à une différence raciale ou spécifique entre les *Diogenes* de la Méditerranée et ceux de l'Atlantique, car les différences entre les configurations factorielles obtenues dans les deux cas peuvent également être dues à des différences dans le rythme du développement génital. La taille plus faible et le développement génital plus précoce des femelles de l'Atlantique ne relèvent pas obligatoirement d'un déterminisme exclusivement génétique, mais peuvent correspondre à un simple « accommodat » phénotypique local.

On peut également remarquer que les équilibres abdominaux chez les *Diogenes* d'Arcachon sont, paradoxalement, plus proches de ceux existant chez *Clibanarius erythropus* que de ceux mis en évidence à partir de l'échantillon de *Diogenes* de Banyuls.

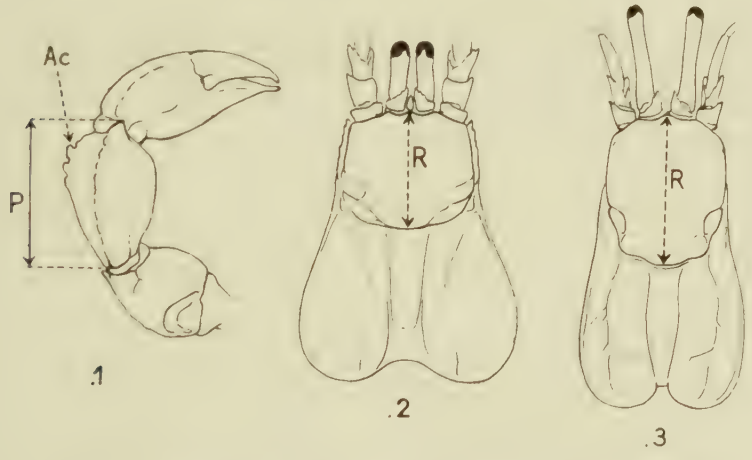

FIG. 16. — 1 : Chélipède gauche de *Diogenes pugilator* (♀ - Arcachon) ; 2 : Carapace de *Diogenes pugilator* (var. Atlantique) ; 3 : Carapace de *Clibanarius erythropus*. — AC : apophyse carpienne, P : longueur du carpopodite, R : longueur de la carapace (dimension de référence).

J'ai inclu dans cette analyse factorielle une mensuration supplémentaire P, correspondant à la longueur de carpopodite du chélipède gauche (fig. 16). P présente une assez importante saturation négative en F II. Le chélipède gauche est donc chez les femelles de *Diogenes pugilator* un variant sexuel non saturé (ce terme étant pris dans son sens ordinaire) dont la variation est liée de façon simple à la variation des structures abdominales : P participe à l'équilibre majeur (F II) mais non à l'équilibre accessoire (F III).

Je n'ai pu étudier que de façon très sommaire les variations intrinsèques des pléopodes. Celles-ci paraissent assez peu importantes sauf au niveau du pléopode 5.

Comme chez *Clibanarius erythropus* l'analyse d'un tableau d'intercorrélations comprenant toutes les mesures de pléopodes conduit à des résultats très confus et difficilement interprétables. En partant, non des corrélations totales, mais des corrélations partielles à R et T_2 constants, ou même à R, T_2 et T_2 constants il semble qu'il soit encore nécessaire d'extraire 5 facteurs centroïdes pour rendre compte de façon satisfaisante des corrélations observées. Les variations intrinsèques des pléopodes chez les femelles de *Diogenes pugilator* sont donc très complexes et ne se limitent pas, comme c'est le cas chez *Clibanarius erythropus* à de simples variations simultanées des éléments homologues.

On remarque d'autre part que les corrélations entre l'endopodite et l'exopodite d'un même pléopode sont significativement plus élevées dans l'échantillon d'Arcachon que dans celui de Banyuls. Cette observation confirme l'existence de différences importantes dans les modalités du développement des pléopodes ovigères entre les populations de l'Atlantique et celles de la Méditerranée.

Chapitre X

VARIATION ET ÉQUILIBRES MORPHOLOGIQUES ABDOMINAUX CHEZ LES PAGURES MÂLES

Contrairement à ce que l'on peut observer sur l'abdomen des femelles adultes, il n'y a pas chez les Pagures mâles d'équilibres morphologiques à grande amplitude entre les diverses dimensions des structures abdominales. En première approximation, la croissance des tergites et des pléopodes des mâles peut être considérée comme régie par des relations allométriques simples, souvent voisines de l'isométrie. Néanmoins, l'examen des tableaux d'intercorrélations fait apparaître immédiatement des corrélations remarquablement élevées entre diverses structures ; ceci dénote l'existence de variations parallèles, en particulier entre les éléments homologues des pléopodes (basipodites, endopodites, exopodites). De tels phénomènes s'observent également sur les pléopodes des femelles, mais ne représentent qu'un élément accessoire de la variation de ces appendices. Les équilibres pléopodes-tergites caractéristiques des femelles semblent rigoureusement absents chez les mâles.

La variation des structures abdominales des mâles, bien que de faible amplitude, se révèle à l'analyse comme étant plus complexe que celle observée chez les femelles. Les deux phénomènes ne sont d'ailleurs pas comparables : les équilibres morphologiques à grande amplitude des femelles relèvent d'un petit nombre de facteurs (1 ou 2) et sont liés au développement génital, alors que le système de variations coordonnées mis en évidence chez les mâles relève d'un nombre élevé de facteurs, dont la plupart sont, vraisemblablement, de nature génétique.

J'étudierai ici la variation abdominale successivement chez *Clibanarius erythropus* et *Diogenes pugilator*. Bien qu'appartenant toutes deux au groupe des Diogéninés, ces espèces montrent d'importantes diffé-

rences dans la morphologie et la variation de leurs structures abdominales.

A) Variation abdominale chez *Clibanarius erythropus* mâle.

a) *Généralités. Composition des échantillons étudiés.*

Le genre *Clibanarius* se caractérise par la faible importance du dimorphisme sexuel abdominal. Dans les deux sexes il y a 4 pléopodes biramés ; l'endopodite n'est pas réduit chez les mâles, contrairement à ce que l'on observe dans de nombreux genres de Pagures, aussi bien parmi les Diogéninés que chez les Pagurinés.

Si l'on considère, de façon classique, que les différences morphologiques entre les deux sexes relèvent, d'une part, de facteurs génétiques (caractères sexuels primaires) et, d'autre part, de facteurs hormonaux (caractères sexuels secondaires), l'examen de la morphologie abdominale de *Clibanarius erythropus* ne permet pas d'identifier des différences morphologiques relevant indubitablement de la première catégorie de facteurs. Il n'y a pas de preuve de l'existence de caractères différentiels primaires liés au sexe génétique, analogues à ceux que l'on observe chez *Diogenes* ou chez *Paguristes*. Il est toutefois nécessaire de remarquer qu'une preuve rigoureuse de l'identité morphologique primaire dans les deux sexes de *Clibanarius erythropus* ne peut être donnée, même par l'observation des cas de castration parasitaire étudiés plus loin.

L'échantillon ($n = 250$) étudié ici a été récolté en août 1960 à Centuri (Cap Corse), largement en dehors de l'aire de répartition du Peltogastride *Septosaccus rodriguezi*. La totalité des individus est donc indemne de toute modification parasitaire, ce que même un tri minutieux du matériel ne peut garantir dans les stations où existe le parasite. L'échantillon utilisé comporte uniquement des individus mâles pubères présentant des spermatophores dans leurs canaux déférents. Cet ensemble d'individus ne représente pas, par ailleurs, un échantillonnage correct de la population locale de mâles adultes. Récolté dans les mêmes micro-stations que les échantillons de femelles ovigères étudiés précédemment, il ne comprend pas d'individus de taille très faible ou très forte. Les individus de grande taille ne se trouvent que dans

les échantillons récoltés plus profondément ; la présence dans les récoltes d'individus de très faible taille, cependant très littoraux, dépend de divers facteurs, en particulier de l'agitation de l'eau.

L'échantillon étudié ici est donc un échantillon sélectionné présentant une variabilité de taille plus faible que celle de l'ensemble de la population locale. Ceci peut être considéré comme une circonstance défavorable pour l'étude de l'allométrie de taille, mais facilite dans une certaine mesure l'étude d'éventuels équilibres morphologiques.

b) *Allométrie de taille.*

Les mensurations des tergites abdominaux et des pléopodes ont été rapportées à la longueur de la partie céphalique de la carapace (R) considérée comme représentant de façon correcte la « taille générale » des individus. Cette longueur de référence a, en outre, l'avantage d'être une donnée extra-abdominale dont les variations accessoires peuvent *a priori* être supposées indépendantes de celles des structures abdominales.

L'examen des tableaux d'intercorrélations montre que les corrélations entre R et les diverses mesures abdominales sont en général assez peu élevées. En particulier, les corrélations entre R et les divers éléments des pléopodes sont trop peu élevées pour qu'on puisse espérer établir les relations d'allométrie avec une précision satisfaisante.

Le coefficient de régression en R présentera de ce fait des valeurs systématiquement trop faibles, alors qu'inversement, la pente de l'axe de l'ellipse réduite présentera des valeurs trop élevées. Ces considérations sont valables seulement si l'on considère R comme la meilleure estimation directe de la taille générale des individus. La comparaison des valeurs obtenues à l'aide de ces deux méthodes permet d'affirmer, pour certains éléments, l'existence, soit d'une allométrie majorante (quand les deux valeurs sont supérieures à 1) soit d'une allométrie minorante (quand les deux valeurs sont inférieures à 1). En particulier, l'allométrie de taille des basipodites est indubitablement minorante.

Pour les autres éléments des pléopodes, les valeurs obtenues par l'une et l'autre méthode diffèrent de façon trop marquée pour qu'il soit possible d'en tirer des conclusions certaines.

Le tableau XI rassemble, pour toutes les mensurations, les valeurs de $b_{x/R}$ coefficient de régression de x en R et $\alpha_{x/R}$ pente de l'axe de l'ellipse réduite (voir aussi chapitre IV, tableau I).

TABLEAU XI

Clibanarius erythropus (♂ ; Centuri, Corse ; 1960). Coefficients d'allométrie pour diverses dimensions abdominales. R est pris comme dimension de référence.

	$b_{x\,R}$	$\alpha_{x\,R} = \frac{\sigma_x}{\sigma_R}$	$\alpha' = \frac{S_{gx}.\sigma_x}{S_{gR}.\sigma_R}$
T_2	.986	1.037	1.056
T_3	.992	1.063	1.076
T_4	1.026	1.118	1.114
T_5	1.058	1.166	1.144
Tl_2	.928	1.046	.993
Tl_3	.989	1.075	1.073
Tl_4	.964	1.065	1.047
Tl_5	.959	1.052	1.029
U	.810	.893	.856
B_2	.767	.892	
B_3	.750	.878	
B_4	.835	.950	
B_5	.845	.972	
En_2	.919	1.117	
En_3	.960	1.166	
En_4	.959	1.187	
En_5	.901	1.159	
E_2	.778	.980	
E_3	.771	1.043	
E_4	.822	1.149	
E_5	.781	1.234	

Le coefficient $\alpha_{x/R}$ ne représente valablement la constante d'équilibre de la relation d'allométrie que lorsque r_{xR} est élevé ou lorsque la fraction de variance de x et de R relevant du facteur général de taille est la même.

J'ai admis ici, pour effectuer la transformation des facteurs donnés par l'analyse factorielle, que la dimension de référence R ne dépend que du facteur général de taille et d'un ensemble de facteurs de variations spécifiques, à l'exclusion de tout autre facteur commun à R et aux autres dimensions. Dans ces conditions, la fraction de variance attribuée au facteur général de taille est plus faible pour la plupart des dimensions abdominales que pour R ; en particulier, elle est largement plus faible pour tous les éléments des pléopodes. Les valeurs de $\alpha_{x/R}$ sont donc, dans cette interprétation de la structure factorielle,

erronées par excès et également non comparables entre elles. Dans ces conditions, le coefficient de régression de x en R doit être considéré comme représentant une meilleure estimation de la constante d'équilibre de la relation d'allométrie.

Les valeurs de $b_{x\,R}$ ne peuvent être considérées comme « exactes » car R ne représente pas de façon parfaite le facteur général de taille, mais elles restent comparables entre elles, ce qui peut être utile pour établir l'existence éventuelle de gradients de croissance allométrique. Le procédé le plus correct serait de calculer $b_{x/T}$, T étant une estimation statistique du facteur général de taille, mais il ne semble pas que les mesures disponibles ici, qui sont uniquement des mesures abdominales, permettent d'effectuer cette estimation avec une précision supérieure à celle qu'offre la mesure de référence R elle-même, à moins de se contenter d'estimer arbitrairement un facteur général de « taille abdominale », ce qui paraît sans intérêt.

Les relations entre la dimension de référence R et les dimensions des tergites abdominaux peuvent être établies avec plus de précisions que les relations entre R et les pléopodes, les coefficients de corrélation correspondants étant nettement plus élevés. Dans le paragraphe suivant, j'essayerai de préciser ces relations d'allométrie en m'appuyant sur les résultats de l'analyse factorielle.

Si l'on considère l'ensemble des mensurations utilisées, on peut en conclure que la croissance abdominale ne s'écarte qu'assez peu et de façon peu ou pas significative d'une croissance isométrique.

c) *Analyse factorielle des structures abdominales mâles.*

Le tableau XII groupe les corrélations entre les dimensions des tergites y compris le tergite uropodial, la dimension de référence R et 3 mesures (basipodite, endopodite et exopodite) prises sur le pléopode 4.

Le tableau XIV groupe les corrélations entre les mesures des divers éléments des pléopodes (basipodites, exopodites et endopodites), la dimension de référence R et deux autres mesures abdominales : la largeur du tergite 4 et la largeur du tergite uropodial.

Un tableau d'ensemble groupant les intercorrélations des 21 mensurations utilisées n'a pas été établi, le nombre de facteurs communs à prendre en considération devenant, dans ce cas, prohibitif.

TABLEAU XII

Clibanarius erythropus (♂ ; Centuri, Corse ; 1960). Tableau d'intercorrélations (tergites abdominaux).

	T_2	T_3	T_4	T_5	Tl_2	Tl_3	Tl_4	Tl_5	E_4	En_4	R	U
T_2	.											
T_3	.9785	.										
T_4	.9688	.9840	.									
T_5	.9637	.9726	.9869	.								
Tl_2	.8879	.8959	.8870	.8725	.							
Tl_3	.9496	.9532	.9547	.9571	.9175	.						
Tl_4	.9430	.9429	.9516	.9553	.9056	.9832	.					
Tl_5	.9359	.9395	.9481	.9521	.9035	.9714	.9789	.				
E_4	.7764	.7841	.8086	.7984	.7007	.7617	.7601	.7554	.			
En_4	.8348	.8199	.8370	.8378	.7618	.8267	.8162	.8038	.7486	.		
R	.9509	.9339	.9181	.9071	.8876	.9199	.9045	.9114	.7154	.8082		
U	.9278	.9191	.9240	.9323	.8607	.9125	.9104	.9197	.7697	.8357	.9075	.

TABLEAU XIV

Clibanarius erythropus (♂, Centuri, Corse ; 1960). Tableau d'intercorrélations (pléopodes).

	B_2	B_3	B_4	B_5	En_2	En_3	En_4	En_5	E_2	E_3	E_4	E_5	R	U	T_4
B_2	.														
B_3	.9647	.													
B_4	.9448	.9596	.												
B_5	.9472	.9516	.9607	.											
En_2	.9114	.8924	.9047	.8814	.										
En_3	.8941	.8801	.8990	.8747	.9505	.									
En_4	.8934	.8918	.9080	.8810	.9387	.9506	.								
En_5	.8463	.8264	.8477	.8247	.9042	.9100	.9206	.							
E_2	.8256	.8108	.7959	.8042	.8295	.8270	.8019	.7570	.						
E_3	.7529	.7636	.7566	.7710	.7466	.7688	.7617	.7156	.9171	.					
E_4	.7436	.7476	.7490	.7720	.7256	.7410	.7486	.7066	.8704	.9732	.				
E_5	.6764	.6912	.6815	.7105	.6523	.6748	.6958	.6613	.8039	.9300	.9525	.			
R	.8598	.8544	.8784	.8688	.8226	.8234	.8082	.7770	.7935	.7391	.7154	.6326	.		
U	.8919	.8885	.9110	.8993	.8613	.8429	.8357	.8042	.8283	.7714	.7697	.7108	.9075	.	

TABLEAU XIII

Facteurs centroïdes (f.) obtenus à partir du tableau XII et facteurs après transformation orthogonale (**F** = f**Z**).

	f.			**F** = f.**Z**		
	fI	fII	fIII	FI	FII	FIII
T_2	.9808	.1009	.0866	.9806	.1280	.0409
T_3	.9829	.0883	.0503	.9754	.1573	.0165
T_4	.9860	.0923	.0479	.9595	.2496	.0136
T_5	.9827	.0771	.1045	.9449	.2957	.0469
Tl_2	.0149	—.1061	—.0963	.9142	.0347	.1439
Tl_3	.9810	—.1427	—.0060	.9607	.1165	.2147
Tl_4	.9766	—.1644	.0455	.9461	.1554	.2523
Tl_5	.9741	—.1453	.0569	.9418	.1722	.2380
E_4	.7925	.1262	.1491	.7506	.3205	.0...
R	.9445	.0173	—.1869	.9630	.0...	.0...
U	.9449	.0563	.0223	.9235	.2061	.0351

	.980817	.175509	.084808
Z	.018014	.351605	—.935974
	—.194091	.919548	.341699

L'examen sommaire de ces tableaux montre immédiatement que, pour chaque mesure, les corrélations avec les mesures homologues sont plus élevées que les corrélations avec toute autre mesure. Par contre, il n'y a pas d'excès systématique de corrélation entre les diverses mesures (tergites ou pléopodes) prises sur un même segment. Les diverses structures abdominales présentent donc des liaisons morphologiques entre structures homologues plutôt que des liaisons entre structures d'un même métamère : les facteurs « d'homologie » ou facteurs « longitudinaux » pouvant souvent affecter l'allure d'un gradient l'emportent de très loin sur les facteurs « métamériques » ou facteurs « transversaux » qui, au degré de précision atteint ici, peuvent être complètement négligés. Cette constatation permet de prévoir l'extraction par l'analyse factorielle d'autant de facteurs, en plus du facteur général de taille, qu'il y a de séries de mesures homologues, c'est-à-dire, d'au moins 6 facteurs auxquels peuvent s'ajouter des facteurs communs à plusieurs séries de mesures homologues. Une analyse factorielle, étendue à toutes les données disponibles ici, a donc peu de chance de fournir des résul-

tats facilement interprétables ; mais on peut, en choisissant convenablement les mesures, établir des tableaux d'intercorrélations analysables en 2 ou 3 facteurs thurstoniens, le seul point délicat étant d'établir ensuite l'homologie éventuelle des facteurs communs mis en évidence dans chaque cas. J'envisagerai successivement la variation des tergites (tableaux XII, XIII) et celle des pléopodes (tableaux XIV, XV, XVI).

α) *Variation des tergites abdominaux.* — L'examen du tableau d'intercorrélations XII montre un léger excès de corrélation entre les mesures homologues et, en particulier, entre les mesures homologues prises sur deux segments consécutifs. Ce fait suggère l'existence de gradients de variation abdominale.

L'analyse factorielle de ce tableau effectuée en ne conservant qu'une seule mesure d'appendice (ici l'exopodite 4) permet d'extraire 3 facteurs centroïdes significatifs. Dans l'espace tridimensionnel des facteurs communs, les vecteurs-test correspondant aux onze mesures utilisées, se répartissent, comme il est aisé de le constater en utilisant la méthode des vecteurs étendus, en 2 groupes : les dimensions transversales d'une part, et les dimensions longitudinales d'autre part, ce que le simple examen du tableau d'intercorrélations permettait de prévoir. De plus, le vecteur-test correspondant à l'exopodite 4 s'insère dans le groupe des dimensions transversales et l'on peut vérifier qu'il en est de même pour l'endopodite et le basipodite 4 et, très vraisemblablement, pour toutes les mesures prises sur les pléopodes. On peut donc admettre l'existence d'un facteur de variations morphologiques transversales contrôlant, au moins partiellement, toutes les dimensions abdominales transversales, y compris les dimensions des pléopodes.

En utilisant comme vecteurs-directeurs les vecteurs-test R et E_4 et en assignant à R une saturation nulle pour les facteurs II et III et à E_4 une saturation nulle pour le facteur III, on peut établir la matrice de transformation orthogonale Z (tableau XIII) qui, appliquée à la matrice des facteurs centroïdes, fait apparaître deux gradients de variation morphologique abdominale. Le premier ou gradient principal intéresse la totalité des dimensions abdominales et plus particulièrement les dimensions transversales des tergites et des pléopodes ; le second semble contrôler uniquement les dimensions longitudinales des tergites. Les saturations des deux facteurs correspondants croissent plus ou moins régulièrement de l'avant vers l'arrière. La largeur du tergite

uropodial, bien que représentant la plus postérieure des mensurations abdominales, ne présente pas une saturation très élevée en facteur II. Les divers éléments du pléopode 4, accessoirement inclus dans cette analyse, présentent une saturation assez variable en facteur II, très importante pour l'exopodite, moyenne pour l'endopodite, faible pour le basipodite.

On peut également, pour interpréter cette structure factorielle, abandonner l'hypothèse de l'orthogonalité des facteurs II et III et admettre l'existence de deux facteurs gradients en corrélation positive l'un avec l'autre, le premier contrôlant exclusivement les dimensions transversales et le second contrôlant les dimensions longitudinales. Cette interprétation ne diffère pas fondamentalement de la première et aucun argument statistique ou morphologique ne permet de choisir entre les deux : de même, rien ne permet de dire à quelles entités biologiques correspondent éventuellement les facteurs fournis par l'analyse.

Une autre interprétation, à l'aide de deux facteurs orthogonaux, consiste à admettre l'existence d'un facteur gradient principal contrôlant toutes les structures abdominales. A la variation d'ensemble (saturations de même signe) due à ce facteur, se superposerait un équilibre (saturations de signes opposés) entre les longueurs et les largeurs des tergites.

Cette dernière interprétation ne permet pas d'expliquer la particularité la plus importante de la structure factorielle qui est la situation dans un même plan, approximativement, des vecteurs-test R, T_n, U et E_n (ou En_n ou B_n). Cette disposition qui se retrouve chez *Diogenes pugilator*, rend l'hypothèse d'un équilibre largeur-longueur des tergites peu vraisemblable et conduit à préférer la première interprétation de la structure factorielle à l'aide de deux facteurs-gradients orthogonaux ou non.

Quelle que soit l'interprétation adoptée, on peut, moyennant certaines hypothèses, utiliser les résultats de l'analyse factorielle pour améliorer le calcul de la constante d'équilibre des relations d'allométrie.

Le choix d'une grandeur de référence convenant à des recherches sur l'allométrie de taille se ramène à la détermination de l'axe d'un nuage rectiligne de points qui peut être défini par le facteur général ou par la première composante principale de la matrice des corrélations (Teissier, 1955). L'estimation de ce facteur général T pour les divers individus n'est d'ailleurs pas indispensable, les $n\ (n\text{-}1)/_2$ relations d'allo-

métrie entre les n grandeurs étudiées, pouvant être exprimées sous forme symétrique de la façon suivante (Teissier, in Darmois, 1953 ; Teissier, 1954) :

$$\frac{X_1 - \bar{X}_1}{\sigma_1 \; r_{1T}} = \frac{X_2 - \bar{X}_2}{\sigma_2 \; r_{2T}} = \frac{X_3 - \bar{X}_3}{\sigma_3 \; r_{3T}} = \ldots = \frac{X_n - \bar{X}_n}{\sigma_n \; r_{Tn}}$$

Le coefficient d'allométrie ainsi défini correspond donc à la pente de l'axe de l'ellipse réduite ($\alpha_{xy} = \frac{\sigma_x}{\sigma_y}$) calculée, non à partir des variances totales, mais à partir de la fraction de variance relevant du facteur général T.

Si T, défini comme la première composante principale de la matrice de corrélations, est unique pour une série donnée de mesures, il n'en est pas de même du facteur général de taille obtenu par l'analyse centroïde : la définition de ce facteur dépend des hypothèses adoptées pour transformer les saturations centroïdes.

En adoptant comme dimension de référence R et en supposant que sa variance ne relève, en plus des facteurs spécifiques, que du seul facteur général de taille (F I), comme je l'ai admis pour établir la matrice de transformation des facteurs centroïdes, les coefficients d'allométrie deviennent :

$$\alpha' = \frac{S_{FI}x \; . \; \sigma_x}{S_{FI}R \; . \; \sigma_R} \; (S_{FI} = \text{saturation en facteur F I})$$

Les estimations ainsi obtenues de la constante d'équilibre de la relation d'allométrie sont rassemblées dans le tableau XI. Ces nouvelles valeurs apportent la preuve d'une allométrie de taille faiblement majorante pour toutes les dimensions des tergites abdominaux, exception faite de la largeur du tergite uropodial pour laquelle l'allométrie est nettement minorante.

L'extension de ce procédé aux pléopodes n'a pas été tentée, en raison de la complexité et de l'incertitude des relations factorielles des divers éléments de ces appendices entre eux et avec les autres dimensions abdominales.

Si l'on admet la validité de ce procédé de correction des coefficients d'allométrie, il faut admettre également que les phénomènes de croissance allométrique sont déterminés par des facteurs morphogénétiques primordiaux auxquels les facteurs de variation accessoires ne feraient

que s'ajouter sans les modifier fondamentalement. Éliminer cette variation accessoire par le procédé exposé ci-dessus, permettrait de retrouver la relation primordiale sous-jacente de croissance allométrique.

Dans le cas présent, il serait également nécessaire d'établir dans quelle mesure la longueur de la partie céphalique de la carapace utilisée comme dimension de référence R, est représentative de la « taille générale » ou du « facteur général de taille ». L'examen des configurations de vecteurs-test données par l'analyse factorielle, autant chez *Clibanarius* que chez *Diogenes*, semble démontrer que R représente convenablement l'origine (ou le point 0) des gradients de variation affectant la morphologie abdominale, mais non qu'on puisse le regarder comme représentant la meilleure estimation directe de la taille générale des individus.

β) *Variation des pléopodes.* — Le tableau XIV groupe les coefficients de corrélation entre les mesures des pléopodes (basipodites, endopodites et exopodites), la dimension de référence R et deux dimensions accessoires, la largeur du tergite 4 et celle du tergite uropodial.

A partir de ce tableau d'intercorrélations, il est aisé de mettre en évidence une série de facteurs communs traduisant une variation simultanée des éléments homologues des pléopodes. Il est moins facile d'établir l'existence des facteurs communs à plusieurs séries d'éléments homologues et d'homologuer certains de ces facteurs au facteur-gradient mis en évidence dans l'étude des tergites et qui intervient également dans la variation des pléopodes. Cette difficulté provient de ce que les vecteurs-test représentatifs de la variance commune des éléments homologues se groupent en faisceaux étroits (« constellations » ou « clusters » de Thurstone).

Ces groupements de vecteurs-test permettent une estimation rapide et relativement précise des communautés, mais se comportent, au point de vue de l'extraction des facteurs comme des vecteurs-test simples correspondant respectivement à l'ensemble des basipodites, des endopodites et des exopodites. Dans ces conditions, même en admettant l'exactitude des communautés des vecteurs-test de chaque groupe, le nombre des facteurs prévisibles (facteur de groupe et facteur général) est supérieur à celui des vecteurs-test réellement distincts et leur extraction n'est pas possible. L'introduction dans l'analyse de la dimension de référence R et éventuellement d'une mesure accessoire de tergite ne

permet pas de résoudre le problème, faute de pouvoir estimer valablement les communautés de ces mesures.

J'ai effectué trois analyses à partir de tableaux de corrélations extraits du tableau XIV et groupant respectivement les mesures R B_n et En_n, R, B_n et E_n, R, E_n et En_n. Dans les trois cas, j'ai adopté arbitrairement pour communauté de R et sans corrections ultérieures l'estimation obtenue lors de l'analyse du tableau XI (R, T, U). L'analyse de ces tableaux en 3 facteurs centroïdes (l'extraction de facteurs plus nombreux étant, compte tenu des considérations précédentes, dénuée de sens) permet d'aboutir dans les trois cas à des configurations factorielles qui, si elles ne sont susceptibles d'aucune transformation interprétative valable, permettent, du moins, quelques constatations purement qualitatives :

a) Un seul vecteur-test, mis à part le vecteur de référence R, ne s'insère pas dans un groupe de vecteurs-test homologues, celui correspondant à l'exopodite du pléopode 2.

b) Ce vecteur-test distinct tombe approximativement dans le plan (R, E) ou dans le plan (En, E), mais non dans le plan (B, E). En admettant que cette situation ne résulte pas d'un effet de perspective dû à la projection d'une structure à $3 + n$ dimensions dans un espace à 3 dimensions, on peut estimer que par rapport aux vecteurs-test E_n, les vecteurs R et En_n sont interchangeables. Dans cette hypothèse, la longueur des endopodites représenterait pour les pléopodes une mesure principale et une meilleure estimation de leur dimension générale que la longueur des basipodites ou des exopodites.

Il est possible de se faire une idée plus exacte des relations entre basipodites, endopodites et exopodites en analysant, non pas les corrélations totales, mais des corrélations partielles de premier ou second ordre (tableau XV).

J'ai calculé successivement, à partir du tableau d'intercorrélations initial, un tableau de corrélations partielles à R constant, puis un tableau de corrélations partielles de second ordre à R et à T_4 constants, en faisant usage de la relation classique :

$$r_{ab/c} = \frac{r_{ab} - r_{ac}\, r_{bc}}{\sqrt{(1 - r^2_{ac})\,(1 - r^2_{bc})}}$$

Tableau d'intercorrélations partielles, obtenu à partir du tableau XIV (*r* partiels à R et T_1 constants).

	B_2	B_3	B_4	B_5	En_2	En_3	En_4	En_5	E_2	E_3	E_4	E_5
B_2	.											
B_3	.8262	.										
B_4	.7024	.7968	.									
B_5	.7009	.7531	.7797	.								
En_2	.6338	.5629	.5971	.4862	.							
En_3	.5785	.5281	.5871	.4704	.8240	.						
En_4	.5735	.5788	.6349	.5075	.7833	.8316	.					
En_5	.4697	.4073	.4688	.3706	.7020	.7247	.7580	.				
E_2	.3285	.2948	.1933	.2118	.4237	.4279	.3460	.2724	.			
E_3	.1162	.1981	.1369	.1547	.2149	.3097	.2739	.2075	.7683	.		
E_4	.0958	.1615	.1359	.1740	.1679	.2489	.2502	.1998	.6496	.9288	.	
E_5	.0686	.1660	.1139	.1607	.1138	.2101	.2418	.2099	.5579	.8500	.8922	.

TABLEAU XVIII

Diogenes pugilator (♂ ; Arcachon ; 1962). Tableau d'intercorrélations (tergites abdominaux).

	T_1	T_2	T_3	T_4	T_5	Tl_2	Tl_3	T_4	Tl_5	U	R	T_4
T_1	.											
T_2	.9551	.										
T_3	.9531	.9932	.									
T_4	.9475	.9860	.9946	.								
T_5	.9461	.9808	.9891	.9932	.							
Tl_2	.8890	.9173	.9066	.9041	.9011	.						
Tl_3	.9242	.9595	.9543	.9485	.9419	.9124	.					
Tl_4	.9182	.9570	.9505	.9497	.9456	.9048	.9588	.				
Tl_5	.9046	.9357	.9262	.9219	.9192	.8959	.9433	.9594	.			
U	.9283	.9647	.9683	.9653	.9633	.8891	.9407	.9378	.9217	.		
R	.9531	.9812	.9756	.9705	.9636	.9238	.9619	.9479	.9294	.9645	.	
E_4	.9486	.9651	.9727	.9721	.9623	.8810	.9366	.9312	.9028	.9468	.9622	.

TABLEAU XVI

Facteurs centroïdes (f.) obtenus à partir du tableau XV et facteurs « obliques » après transformation non orthogonale (**F** = f**P**).

	f.			**F.** = f.**P**		
	fI	fII	fIII	FI	FII	FIII
B_2	.7077	.4010	.1947	.8261	.6697	.1316
B_3	.7392	.3496	.3864	.9023	.6072	.2012
B_4	.7201	.4232	.2960	.8844	.6492	.1271
B_5	.6706	.3334	.4354	.8579	.5240	.1741
En_2	.7685	.3380	.3396	.6457	.9045	.1913
En_3	.7990	.2611	.3787	.6224	.9206	.2685
En_4	.7994	.2934	.2661	.6795	.8888	.2492
En_5	.6611	.2538	.3360	.5228	.7827	.1913
E_2	.6268	—.4441	.1206	.2737	.4422	.7293
E_3	.6207	—.7647	.0222	.1669	.2944	.9824
E_4	.5856	—.7540	—.0729	.1790	.2313	.9572
E_5	.5316	—.6908	.0849	.1668	.2008	.8748

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} .817080 & .864868 & .616929 \\ .433963 & .328143 & -.785356 \\ -.379547 & .379902 & -.051121 \end{bmatrix}$$

L'utilisation, comme point de départ de l'analyse factorielle, de ce tableau de corrélations partielles de second ordre, permet d'éliminer le facteur général de taille (R constant) et le facteur-gradient abdominal (R et T_4) constante. Cette élimination ne peut, en fait, être complète, la variance de R et T_4 ne relevant pas exclusivement de ces facteurs, mais également de facteurs spécifiques, toutefois peu importants. Ce procédé permet également d'éluder le problème des communautés à attribuer dans l'analyse à R et à T_4.

Les relations entre les facteurs centroïdes à partir des corrélations partielles de second ordre ont été examinées à l'aide de la méthode des vecteurs étendus de Thurstone (tableau XVI et fig. 17). La simplicité de la structure factorielle ainsi mise en évidence permet, sans utiliser un trop grand nombre d'hypothèses accessoires, d'essayer une interprétation à l'aide de facteurs primaires obliques.

Les trois groupes de vecteurs-test définissent 3 plans : A (E, En), B (E, B) et C (En, B). En prenant conventionnellement comme vecteur

représentatif de chaque groupe le vecteur étendu moyen, on peut établir les équations de ces plans. Les coefficients normalisés de ces trois équations constitueront les colonnes de la matrice de transformation oblique :

$$\Lambda = \begin{bmatrix} -.291325 & .325745 & -.408004 \\ -.288223 & .195676 & .900384 \\ .912172 & .924987 & .151131 \end{bmatrix}$$

Cette transformation appliquée à la matrice des facteurs centroïdes F permet d'obtenir une structure simple sur 3 vecteurs de référence non orthogonaux :

$$V = F\Lambda$$

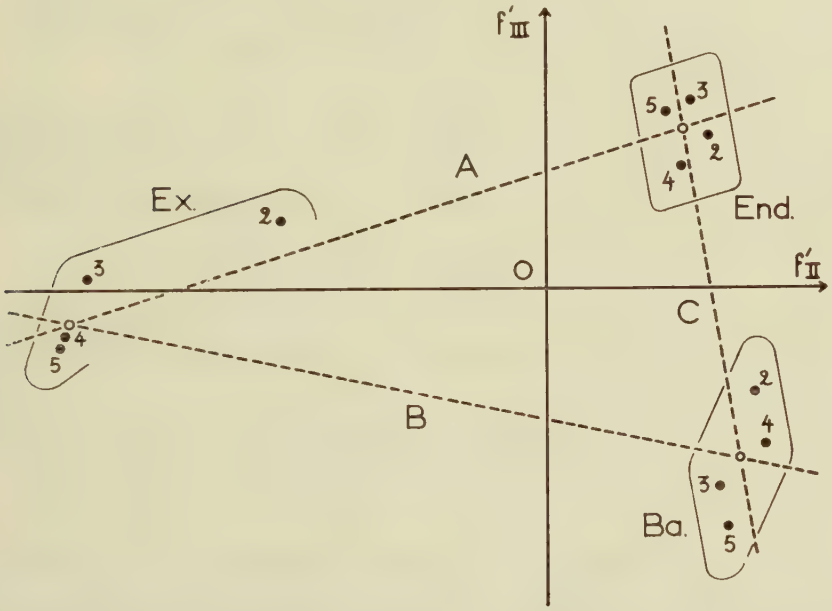

FIG. 17. — Représentation en « vecteurs étendus » de la configuration factorielle obtenue à partir du tableau XV (corrélations partielles à R et T_4 constants). Ex. : exopodite ; End. : endopodites ; Ba. : basipodites.

Les cosinus des angles compris entre les vecteurs de référence sont dans ce cas :

$$C = \Lambda'\Lambda = \begin{bmatrix} 1. & .692451 & -.002792 \\ .692451 & 1. & .183072 \\ -.002792 & .183072 & 1. \end{bmatrix}$$

On peut ainsi constater que les plans A et C sont pratiquement orthogonaux.

Les vecteurs primaires correspondant aux intersections des plans A, B et C, sont représentés par les colonnes de la matrice $(\Lambda')^{-1}D$ (D étant une matrice diagonale de normalisation).

La structure en facteurs primaires est donc :

$$\mathbf{F} = \text{f. } (\Lambda')^{-1}\ \mathbf{D} = \text{f. } \mathbf{P}$$

La matrice **P** des vecteurs primaires et la matrice **F** des saturations en facteurs primaires sont portées dans le tableau XVI.

On peut, d'autre part, établir le tableau d'intercorrélations des facteurs primaires :

$$\mathbf{P'P} = \mathbf{D}\ \Lambda^{-1}(\Lambda')^{-1}\mathbf{D} = \begin{bmatrix} 1. & .704878 & .182668 \\ .704878 & 1. & .256432 \\ .182668 & .256432 & 1. \end{bmatrix}$$

Cette matrice d'intercorrélations peut à son tour être analysée en un facteur général de second ordre Fg′ et plusieurs facteurs spécifiques. Pour chaque facteur, la saturation en Fg′ est donnée par la relation :

$$\text{saturation } \mathrm{Fg'}_a = \sqrt{\left(\frac{r_{ab} \cdot r_{ac}}{r_{bc}}\right)}$$

Pour les trois facteurs primaires, les saturations en facteur général de second ordre sont :

$$\begin{aligned} \mathrm{Fg'\ B} &= .708602 \\ \mathrm{Fg'\ En} &= .994745 \\ \mathrm{Fg'\ Ex} &= .257785 \end{aligned}$$

Ce calcul confirme la position des endopodites en tant que dimension principale des pléopodes ainsi que la semi-indépendance des exopodites.

La situation du vecteur-test E_2 confirme, d'autre part, l'hypothèse de l'indépendance des variations morphologiques accessoires des basipodites et exopodites. La corrélation entre les variations de ces éléments ne relève que d'un facteur commun de taille des pléopodes dont la meilleure estimation est la longueur de l'endopodite lui-même. Ce facteur de taille des pléopodes s'ajoute donc dans la variation de ces appendices au facteur de taille général et au facteur-gradient abdominal.

Dans la variation des basipodites et des exopodites interviennent en plus les facteurs longitudinaux propres à ces éléments. L'analyse factorielle n'apporte pas la preuve de l'existence d'un facteur de variation propre aux endopodites.

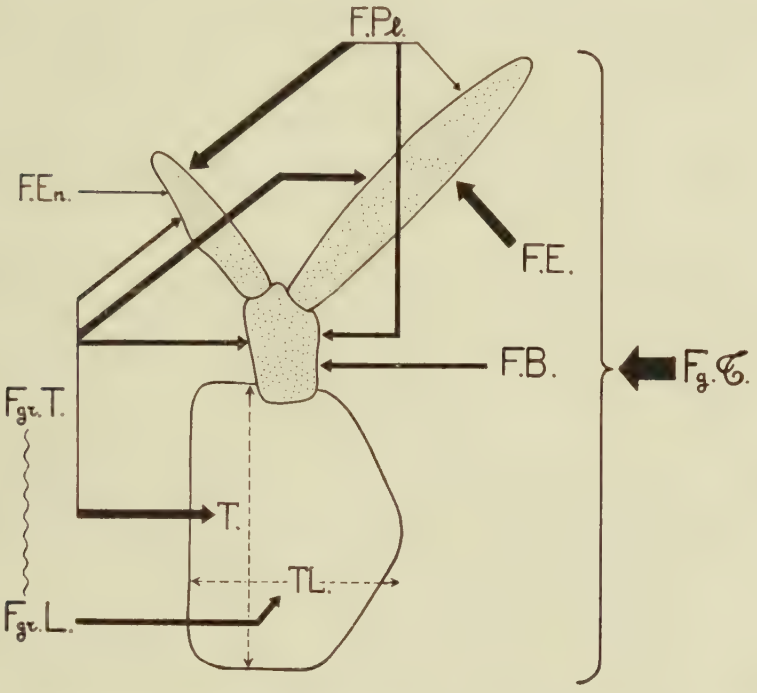

FIG. 18. — Principales liaisons morphologiques abdominales identifiées par l'analyse factorielle chez les mâles adultes de *Clibanarius erythropus*. Fgr. T. : facteur-gradient principal ; Fgr. L. : facteur gradient accessoire ; F. Pl. : facteur général des pléopodes ; F. En., F. Ex., F. B. : facteurs spécifiques des endopodites, exopodites et basipodites ; FT : facteur général de taille (= F I).

L'ensemble des facteurs ou, plus exactement, des liaisons morphologiques identifiables intervenant dans la variation des structures abdominales, est schématisé dans la fig. 18.

B) VARIATION ABDOMINALE CHEZ *Diogenes pugilator* MALE.

a) *Généralités. Composition des échantillons étudiés.*

Diogenes pugilator présente un dimorphisme sexuel abdominal plus important que *Clibanarius erythropus*. Ce dimorphisme porte essentielle-

ment sur la morphologie des pléopodes : au nombre de quatre dans les deux sexes, ces appendices sont uniramés chez le mâle et biramés chez la femelle. Il semble que ce soit là un caractère sexuel primaire, du moins dans le cas des populations atlantiques. Le déterminisme de ce dimorphisme sera discuté dans un chapitre ultérieur consacré aux phénomènes de castration parasitaire chez *Diogenes*.

Les différences morphologiques portant sur les tergites abdominaux, de même que celles portant sur les chélipèdes, relèvent, probablement en totalité, de facteurs hormonaux et sont donc des caractères sexuels secondaires. L'étude des cas de castration parasitaire semble le prouver, sans toutefois permettre d'exclure l'éventualité d'un faible dimorphisme sexuel primaire.

L'échantillon ($n = 250$) étudié ici a été récolté à Arcachon en juillet 1962 et appelle, quant à sa composition, les mêmes remarques que l'échantillon de *Clibanarius erythropus* étudié précédemment. Comme celui-ci, il ne représente pas un échantillonnage correct de la population locale et présente, en particulier, un important déficit d'individus de petite taille. Les individus récoltés sont tous des adultes et présentent des spermatophores normaux dans leurs canaux déférents.

Prélevé dans une station où est présent le Peltogastride *Septosaccus cuenoti*, cet échantillon était, *a priori*, susceptible de contenir un certain nombre d'individus porteurs d'un parasite interne. La comparaison avec un échantillon d'individus parasités, mais faiblement modifiés et présentant également des spermatophores normaux (!), ainsi que diverses considérations sur l'écologie des individus parasités et indemnes, exposées dans un chapitre ultérieur, ont permis d'estimer que cet échantillon ne contenait aucun individu parasité.

b) *Allométrie de taille.*

Les mensurations abdominales, approximativement homologues de celles prises sur *Clibanarius erythropus*, ont été rapportées à la longueur de la partie céphalique de la carapace (dimension de référence R) prise comme estimation de la taille générale des individus.

L'examen des tableaux d'intercorrélations XVIII et XX montre que les coefficients de corrélation sont plus élevés que ceux calculés chez *Clibanarius*. En particulier, les coefficients de corrélation des divers éléments des pléopodes entre eux et avec R sont, pour la plu-

part, supérieurs à 0,95, et quelques-uns dépassent 0,99. Pour les tergites, la différence est moins importante et moins systématique.

La mesure de référence R est affectée, elle-même d'une variabilité intrinsèque plus faible que chez *Clibanarius*, ce que semble démontrer la nécessité d'adopter dans l'analyse factorielle une valeur plus élevée pour sa communauté (# .985 contre # .930). Si l'on considère ces communautés comme des coefficients de corrélation ordinaires, cette différence doit être considérée comme significative.

Dans ces conditions, la constante d'équilibre de la relation d'allométrie peut être calculée avec une précision très convenable, aussi bien pour les longueurs et largeurs des tergites que pour les éléments des pléopodes.

Les deux procédés de calcul utilisés précédemment sur *Clibanarius* ont été repris ici : coefficient de régression en R et pente de l'axe de l'ellipse réduite. Les valeurs obtenues ont été rassemblées dans le tableau XVII.

TABLEAU XVII

Diogenes pugilator (♂ ; Arcachon ; 1962). Coefficients d'allométrie pour diverses dimensions abdominales. R est pris comme dimension de référence.

	$bx_{,R}$	$\alpha = \frac{\sigma_x}{\sigma_R}$	$\alpha' = \frac{S_{gx}.\sigma_n}{S_{gR}.\sigma_R}$
T_1	1.106	1.161	1.127
T_2	1.132	1.153	1.148
T_3	1.162	1.191	1.181
T_4	1.183	1.219	1.201
T_5	1.123	1.166	1.141
Tl_2	1.069	1.158	1.080
Tl_3	1.227	1.276	1.246
Tl_4	1.175	1.239	1.195
Tl_5	1.064	1.145	1.083
U	.992	1.029	.999
B_2	1.116	1.162	
B_3	1.085	1.147	
B_4	1.074	1.133	
B_5	1.086	1.152	
E_2	1.302	1.342	
E_3	1.265	1.306	
E_4	1.267	1.317	
E_5	1.215	1.276	

L'existence d'une allométrie légèrement majorante pour toutes les dimensions des tergites abdominaux semble hors de doute, quel que soit le procédé de calcul utilisé. Seul le tergite uropodial présente une croissance approximativement isométrique.

Les pléopodes, réduits ici au basipodite et à l'exopodite, présentent, de même, une allométrie nettement majorante, en particulier pour les exopodites.

c) *Variation des tergites.*

L'analyse factorielle d'un tableau d'intercorrélations groupant les mensurations des tergites, auxquelles sont adjointes la mesure de référence R et une mesure accessoire de pléopode (l'exopodite E_4), conduit à des résultats très voisins de ceux obtenus précédemment sur *Clibanarius* (tableau XVIII).

TABLEAU XIX

Facteurs centroïdes obtenus à partir du tableau XVIII et facteurs obtenus après transformation orthogonale ($\mathbf{F} = f\mathbf{Z}$).

	f.			F. = fZ		
	fI	fII	fIII	FI	FII	FIII
T_1	.9596	.0556	—.0824	.9636	.0373	—.0294
T_2	.9928	.0414	—.0039	.9882	.1027	.0214
T_3	.9923	.0952	.0284	.9849	.1562	—.0114
T_4	.9896	.1015	.0653	.9784	.1913	.0...
T_5	.9850	.0989	.0843	.9718	.2065	.0108
Tl_2	.9251	—.0918	—.0684	.9259	—.0219	.1055
Tl_3	.9721	—.1142	—.0370	.9691	—.0006	.1426
Tl_4	.9705	—.1446	.0550	.9573	.0662	.2119
Tl_5	.9521	—.2023	.0504	.9388	.0336	.2597
U	.9716	.1079	.0300	.9634	.1299	.0374
R	.9869	.0126	—.1048	.9926	.0...	.0...
E_4	.9716	.0396	—.0167	.9692	.1205	—.0446

$$\mathbf{Z} = \begin{vmatrix} .994333 & .087536 & .060311 \\ .012715 & .465343 & -.885039 \\ -.105538 & .880791 & .461592 \end{vmatrix}$$

On peut, de même, mettre en évidence 3 facteurs centroïdes significatifs et constater que, dans l'espace des facteurs communs, les vecteurs-test correspondant aux diverses mensurations abdominales, se répartissent en deux groupes : le groupe des dimensions transversales et le groupe des dimensions longitudinales. Le vecteur-test accessoire, correspondant à la longueur de l'exopodite 4, s'insère dans le groupe des dimensions transversales, comme cela a été observé chez *Clibanarius*.

La transformation orthogonale, adoptée ici, attribue une saturation nulle en F II et F III à la dimension de référence R et une saturation nulle en F III à T_4 (tableau XIX).

La nouvelle matrice des facteurs montre l'existence de deux gradients, assez réguliers, de variation morphologique abdominale. Le premier, ou gradient principal, intéresse les dimensions transversales des tergites ; le second, les dimensions longitudinales. Contrairement à ce que l'on observe chez *Clibanarius*, ces deux gradients peuvent être considérés comme indépendants, les dimensions longitudinales des tergites ne relevant, en plus du facteur général de taille, que du facteur III.

En plus de la similitude d'ensemble des structures factorielles, deux particularités observées chez *Clibanarius* se retrouvent chez *Diogenes* :

a) Le facteur gradient principal (F II) contrôle également une partie de la variance des pléopodes.

b) La largeur du tergite uropodial, bien que représentant la dimension abdominale transversale la plus postérieure, ne présente qu'un saturation assez faible en facteur II.

Dans l'ensemble, l'amplitude moyenne de la variation des tergites est du même ordre de grandeur chez *Diogenes* et *Clibanarius*. En tenant compte de la variabilité un peu plus élevée de l'échantillon de *Diogenes*, on peut établir que cette amplitude est, néanmoins, légèrement plus faible chez *Diogenes* que chez *Clibanarius*.

d) *Variation des pléopodes.*

Le tableau XX groupe les corrélations entre les divers éléments des pléopodes, une mesure accessoire T_4 et la mesure de référence R.

Ces corrélations, toutes comprises entre 0,945 et 0,996, sont, dans l'ensemble, largement supérieures à celles calculées sur *Clibanarius erythropus*. Cette faible variabilité locale des pléopodes mâles est peut-être en relation avec leur structure particulière uniramée, considérée

TABLEAU XX

Diogenes pugilator (♂ ; Arcachon ; 1962). Tableau d'intercorrélations (pléopodes).

	B_2	B_3	B_4	B_5	E_2	E_3	E_4	E_5	R	U	T_4
B_2	.										
B_3	.9779	.									
B_4	.9748	.9785	.								
B_5	.9545	.9636	.9767	.							
E_2	.9718	.9584	.9612	.9559	.						
E_3	.9668	.9545	.9584	.9550	.9931	.					
E_4	.9616	.9512	.9566	.9546	.9878	.9957	.				
E_5	.9562	.9463	.9536	.9551	.9775	.9889	.9910	.			
R	.9606	.9455	.9482	.9426	.9705	.9689	.9622	.9524	.		
U	.9396	.9457	.9436	.9471	.9474	.9510	.9468	.9461	.9645	.	
T_4	.9660	.9576	.9633	.9561	.9715	.9725	.9721	.9627	.9706	.9653	.

TABLEAU XXII

Clibanarius erythropus (♂ parasités ; Santa-Manza, Corse ; 1960).
Échantillon B (individus à orifices génitaux présents, mais réduits). Tableau d'intercorrélations.

	T_2	T_3	T_4	T_5	Tl_2	Tl_3	Tl_4	Tl_5	E_4	E_5	Ae	R
T_2	.											
T_3	.7309	.										
T_4	.6363	.7139	.									
T_5	.5370	.6187	.8396	.								
Tl_2	.4560	.5300	.7773	.8703	.							
Tl_3	.5019	.5744	.7909	.8694	.8284	.						
Tl_4	.4373	.5021	.7828	.9043	.8728	.8583	.					
Tl_5	.4870	.5539	.8115	.9095	.8777	.8716	.9145	.				
E_4	.1683	.2195	.5514	.7092	.7213	.6853	.7770	.8010	.			
E_5	.3823	.4543	.7107	.8125	.7948	.7722	.8311	.8260	.7664	.		
Ae	.3822	.4491	.6230	.6795	.6585	.6498	.6767	.6870	.5440	.6122	.	
R	.5217	.5967	.8130	.8860	.8433	.8464	.8793	.8895	.6982	.7915	.6638	.

comme un caractère sexuel primaire. Il serait intéressant d'étudier, à ce point de vue, la variabilité des pléopodes mâles chez les *Diogenes* méditerranéens. Chez ces derniers, en effet, l'état uniramé des pléopodes paraît représenter l'état neutre, commun aux deux sexes, de ces appendices, la rame uropodiale se développant secondairement chez les femelles.

On observe des excès de corrélation entre éléments homologues, mais de façon beaucoup moins nette que chez *Clibanarius*. Les corrélations les plus élevées se manifestent surtout entre éléments à la fois homologues et consécutifs, suggérant l'existence de gradients antéro-postérieurs, dans la variation des pléopodes, ce que l'on n'observe pas chez *Clibanarius*.

L'analyse factorielle des corrélations totales n'apporte guère que des renseignements qualitatifs confirmant ce que suggère le simple examen du tableau d'intercorrélations.

Les trois facteurs significatifs obtenus sont d'une interprétation malaisée. La disposition des vecteurs-test permet d'envisager deux interprétations distinctes, sans que toutefois, il soit possible de choisir l'une ou l'autre :

a) Existence de deux gradients de variations morphologiques indépendants intéressant respectivement les basipodites et les exopodites ; la configuration factorielle correspondante (vecteurs-test dans deux plans orthogonaux) étant cependant loin d'être réalisée, on peut admettre en plus l'existence de plusieurs facteurs locaux métamériques peu importants perturbant la disposition théorique des vecteurs-test.

b) Existence d'un unique gradient de variation morphologique auquel se superposerait un équilibre d'ensemble entre basipodites et exopodites.

L'utilisation de corrélations partielles à R et T_4 constants permet d'éliminer en grande partie la variance due au facteur général de taille et au facteur-gradient principal mis en évidence précédemment. L'élimination de ces deux facteurs doit théoriquement être plus complète que dans le cas de *Clibanarius*, la variation intrinsèque des deux mesures R et T_4 étant très faible (communautés élevées).

La structure factorielle mise en évidence à partir des corrélations partielles à R et T_4 constants ne diffère pas fondamentalement de celle obtenue à partir des corrélations totales. L'extraction de 3 facteurs

est nécessaire et dans l'espace des facteurs communs, les vecteurs-test B_n et E_n, assez dispersés, conservent les mêmes rapports. Toutes les corrélations partielles de second ordre restent nettement positives, comprises entre + 0,245 et + 0,916, et, considérées séparément, sont toutes significatives. Ce fait est peu en faveur de l'hypothèse d'un équilibre bipolaire indépendant basipodites-exopodites se superposant à un gradient de variation morphologique d'ensemble. Un tel équilibre, à moins de le supposer de faible amplitude par rapport aux autres facteurs de variation, ferait apparaître des corrélations partielles négatives entre basipodites et endopodites.

En analysant les corrélations partielles de premier ordre à R constant seulement, on peut rechercher les relations éventuelles entre T_4 et les pléopodes. On est conduit, dans ce cas, à adopter une estimation de la communauté de T_4 relativement faible et incompatible avec les corrélations partielles (à R constant) entre T_4 et les autres dimensions transversales des tergites.

Ceci permet d'affirmer que les facteurs 2 et 3, extraits de ce tableau de corrélations partielles, ne peuvent être homologués à aucun des facteurs extraits des corrélations totales entre dimensions transversales et longitudinales des tergites. Le gradient principal de variation des tergites, bien que lié en partie à la variation d'ensemble des pléopodes, est indépendant des gradients de variation propre des basipodites et des endopodites.

Dans cette interprétation, le nombre de facteurs ou de liaisons morphologiques, intervenant dans la variation des structures abdominales mâles, devient très élevé (au moins 6), ce qui correspond bien à l'idée d'une variation contrôlée par de nombreux facteurs génétiques, pour la plupart, mais ôte tout espoir d'isoler ces facteurs et les liaisons morphologiques correspondantes de façon indubitable.

Les particularités de la structure factorielle et, en particulier, l'absence de tout groupement étroit de vecteurs-test, rend la recherche d'une structure simple en facteurs obliques, assez incertaine, les facteurs primaires devant être définis de façon beaucoup plus arbitraire que chez *Clibanarius*.

En définitive, les résultats obtenus ici, sans pouvoir faire l'objet d'une interprétation synthétique, permettent, néanmoins, de mettre en évidence 4 groupes de liaisons morphologiques dont les relations peuvent être schématisées de la façon suivante (fig. 19).

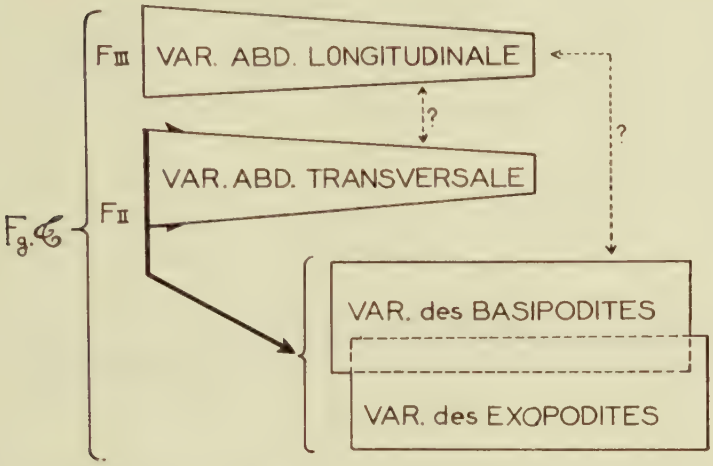

FIG. 19. — Schéma d'ensemble des liaisons morphologiques abdominales chez *Diogenes pugilator* mâle adulte.

Ces liaisons morphologiques se manifestent sous forme de gradients de variation antéro-postérieurs plus ou moins réguliers. Contrairement à ce que l'on peut observer chez *Clibanarius*, la variation des éléments des pléopodes se manifeste également sous forme de gradients.

On peut interpréter la structure factorielle assez particulière, obtenue à partir des tableaux d'intercorrélations totales ou partielles des pléopodes, en supposant que le facteur contrôlant la variation d'un groupe d'éléments (basipodite ou exopodite) « déborde » sur l'autre élément dans une proportion différente pour chaque pléopode, entraînant ainsi une liaison basipodite-exopodite variable selon le rang du pléopode considéré (fig. 19).

Chapitre XI

ACTION DES PARASITES CHEZ *CLIBANARIUS ERYTHROPUS* (LATREILLE)

A) Les crustacés parasites de *Clibanarius erythropus*. Généralités.

On trouve sur *Clibanarius erythropus* les trois types principaux de Crustacés parasites des Pagures : un Rhizocéphale Peltogastride *Septosaccus rodriguezi* (Fraisse) et deux Épicarides : le Bopyrien branchial *Urocryptella fraissei* (Carayon) et le Phryxien abdominal *Parathelges cardonae* (Kossmann).

Dans un travail précédent, j'ai sommairement étudié la fréquence et les rapports mutuels de ces trois parasites sur les côtes corses, région où leur présence n'avait pas jusqu'à présent été signalée (J. Altès, 1962). — *Urocryptella fraissei* se fixe le plus souvent sur les individus mâles parasités ou non par le Rhizocéphale, alors que *Parathelges cardonae* se trouve surtout sur les individus déjà porteurs d'un *Septosaccus*.

Seule l'action du Rhizocéphale sur son hôte a fait ici l'objet d'une étude statistique détaillée. Néanmoins, je préciserai, en m'appuyant sur des travaux récents, la position systématique des trois parasites.

L'Épicaride branchial découvert aux Baléares par Fraisse et Kossmann, puis retrouvé en divers points de la côte provençale (Ch. Pérez) ou atlantique, a été décrit par Carayon qui le rapportait au genre *Pseudione* (*Pseudione fraissei* Carayon, 1943). Codreanu le comparant au parasite branchial correspondant de *Diogenes pugilator* (*Pseudione diogeni* Popov, 1929) auquel il ressemble très étroitement, l'inclut avec celui-ci dans le genre nouveau *Urocryptella* (*Urocryptella fraissei* (Carayon), 1943).

L'Épicaride abdominal découvert comme le précédent aux Baléares par Kossmann et rapporté par cet auteur au genre *Athelges* (*Athelges cardonae* Kossmann) est également très étroitement apparenté au parasite correspondant de *Diogenes pugilator* (*Parathelges racovitzai* Codreanu, 1940).

L'action de ces Épicarides sur leur hôte semble nulle ou du moins très faible. Dans le matériel dont j'ai pu disposer, et qui provenait entièrement des côtes corses, ces Épicarides coexistaient fréquemment sur leur hôte avec le Rhizocéphale *Septosaccus rodriguezi*, d'où impossibilité pratique d'entreprendre une étude statistique de leur action propre. Une telle étude ne pourrait être entreprise d'une façon valable qu'à partir du matériel récolté dans des régions où n'existe pas le *Septosaccus*.

Le parasite le plus fréquent de *Clibanarius erythropus* est le Peltogastride *Septosaccus rodriguezi* (Fraisse). Connu d'abord des Baléares (Fraisse, 1878), je l'ai retrouvé récemment sur la partie méridionale des côtes corses (J. Altès, 1962), puis sur les côtes de Sardaigne où sa répartition semble d'ailleurs assez irrégulière et discontinue. Boschma (1958) le signale dans la région de Naples, mais le met en synonymie avec *Septosaccus cuenoti*, parasite de *Diogenes pugilator*. Le bien fondé de cette assimilation, contestée par Codreanu (1958, 1959), sera brièvement discuté dans le chapitre suivant concernant les parasites de *Diogenes pugilator*.

L'anatomie du sac viscéral externe de *Septosaccus rodriguezi* est pratiquement identique à celle du *Septosaccus cuenoti*. La structure caractéristique du système radiculaire, décrite par Ch. Pérez (1931, 1932) chez *Septosaccus cuenoti*, se retrouve chez *Septosaccus rodriguezi*. Néanmoins, on peut noter quelques légères différences dans la topographie du système radiculaire : les racines de *S. rodriguezi*, chez la plupart des individus examinés, semblent s'étendre moins loin vers l'arrière de l'abdomen de l'hôte et se concentrent essentiellement au niveau du troisième segment abdominal. L'abdomen du pagure est souvent plus ou moins déformé à ce niveau, pouvant même présenter une forte bosse latérale. En moyenne, le volume du système radiculaire (d'ailleurs très variable) paraît plus important chez *S. rodriguezi* que chez *S. cuenoti*.

B) Action de *Septosaccus rodriguezi* sur *Clibanarius erythropus*.

L'action de *Septosaccus rodriguezi* sur son hôte est en général très prononcée ; en particulier on peut l'estimer nettement plus importante que celle de *S. cuenoti* sur *Diogenes pugilator*. Parmi les multiples modifications morphologiques observées, il convient de distinguer celles dues à l'action directe du Rhizocéphale sur l'organisme du Pagure de celles dues, indirectement, à une perturbation des mécanismes hormonaux contrôlant la différenciation sexuelle de l'hôte. Les modifications morphologiques du premier type, généralement irrégulières et localisées aux pléopodes I et II, peuvent être considérées comme dues à une action tératologique locale du Rhizocéphale. Les modifications morphologiques du second type, consistant en modifications régulières et coordonnées de l'ensemble des structures abdominales de l'hôte, entrent dans le cadre des phénomènes dits de « féminisation parasitaire », de « castration parasitaire » ou plus exactement de « neutralisation parasitaire ».

a) *Action tératologique.*

La présence d'un Rhizocéphale entraîne de façon très générale, mais non obligatoire, des modifications tératologiques des pléopodes situés au voisinage du point d'insertion du sac viscéral externe du parasite. De telles modifications (en général des atrophies) sont brièvement signalées dans de très nombreuses notes ou travaux sur les Rhizocéphales, mais peu de descriptions détaillées en ont été faites. Veillet (1945) mentionne quelques malformations des pléopodes chez les individus, mâles ou femelles, sacculinés du crabe *Carcinus maenas*, et en donne quelques dessins indiquant des malformations tératologiques (ébauche d'homocose ?) plutôt qu'une simple atrophie. Ce même auteur remarque également que ces déformations sont indépendantes de la pénétration des racines du parasite à l'intérieur des appendices. Par ailleurs, Codreanu (1959) remarque que ces déformations ne sont pas dues à l'action mécanique externe du sac viscéral du Rhizocéphale. Dans un précédent travail (J. Altès, 1962) j'ai décrit d'assez nombreux types d'anomalies des pléopodes chez *Clibanarius erythropus*,

anomalies presque toutes en rapport avec la présence d'un *Septosaccus*. Une révision du même matériel m'a permis de trouver d'autres types d'anomalies.

Les malformations tératologiques des pléopodes des individus parasités peuvent être groupées en six catégories :

1) Réduction de taille sans déformation (assez rare chez les mâles, plus fréquent chez les femelles).

2) Malformations caractérisées : en général, torsion du basipodite accompagnée d'une réduction des dimensions et de la pilosité des exo- et endopodites (cas le plus fréquent).

3) Bifurcations des exo- et endopodites (rare).

4) Fusion de l'exo- et de l'endopodite (très rare).

5) Phénomènes d'homoeose toujours localisés sur le pléopode 2 et concernant, soit l'ensemble de l'appendice, soit l'endopodite seulement ; dans les deux cas, l'appendice devient semblable au dernier péréiopode (rare).

6) Formation d'expansions cutanées au niveau de l'insertion du *Septosaccus*. Ces formations peuvent se différencier en véritables pléopodes supplémentaires (très rares).

Les quatre premières catégories d'anomalies ayant été précédemment décrites, ainsi que les phénomènes d'homoeose totale du pléopode 2, je me bornerai à décrire brièvement les deux derniers types de malformation.

L'homoeose de l'endopodite, de même que l'homoeose totale du pléopode 2, est un phénomène rare. Cependant, un examen attentif du pléopode 2 sur de nombreux individus parasités montre que, si les cas d'homoeose typique sont rares, d'assez nombreuses malformations (modification de la segmentation, amorce d'une bifurcation de l'extrémité de l'endopodite) peuvent être considérées comme des ébauches d'homoeose. J'ai représenté ici (fig. 20) deux cas typiques d'homoeose de l'endopodite du pléopode 2 ; le premier montre un endopodite bisegmenté avec un propode et un dactyle formant pince, le second montre un stade plus avancé de l'homoeose avec apparition d'un segment supplémentaire ; dans les deux cas, les téguments de l'endopodite homoeotique sont épaissis et calcifiés comme ceux des péréiopodes.

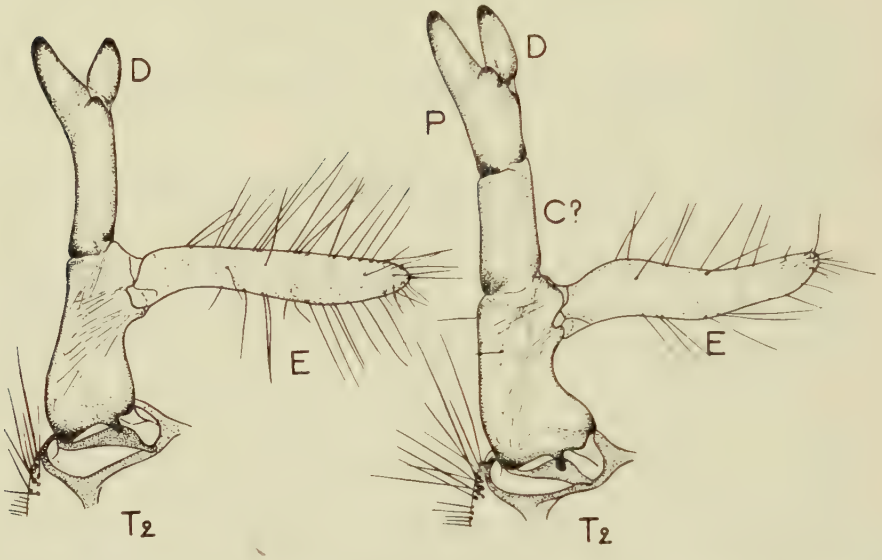

FIG. 20. — *Clibanarius erythrodus*. Homoeoses partielles du pléopode 2. E. : exopodite ; D. : dactylopodite ; P. : propodite ; C. (?) : carpopodite.

La dernière catégorie de malformations tératologiques est la plus remarquable. Au niveau de l'insertion du sac viscéral du *Septosaccus*, mais avant la sortie de celui-ci, quelques individus présentent une zone tégumentaire épaissie formant parfois une véritable plaque. Dans un petit nombre de cas, cette zone présente des expansions tégumentaires irrégulières foliacées ou tubulaires qui peuvent, dans de très rares cas, se différencier en pléopodes supplémentaires. Ces pléopodes supplémentaires sont, dans les trois cas observés, des appendices doubles obéissant aux lois de symétrie de BATESON (fig. 21). Un autre individu, malheureusement détérioré, présentait au même emplacement un véritable foisonnement de lames foliacées analogues à des endo- et exopodites de pléopodes, et présentant également des phénomènes de symétrie. Des formations analogues ont été obtenues dans diverses expériences de régénération ; sur l'Isopode *Idothea baltica*, en particulier, J. VARESE (1960) a observé la régénération d'antennules supplémentaires, après enlèvement de portions tégumentaires céphaliques. Ces antennules supplémentaires présentent également une symétrie entre elles et avec les antennules normales.

Une autre anomalie observée essentiellement sur des individus para-

sités, mais retrouvée aussi sur quelques individus apparemment indemnes, est la présence sur le segment abdominal 2 et parfois sur le segment 3 de pléopodes pairs. Le matériel utilisé ici ne permet pas d'établir une relation certaine entre la présence d'un *Septosaccus* et celle, d'ailleurs rare, de pléopodes pairs au niveau des segments antérieurs abdominaux. Cependant, j'ai observé chez quelques individus parasités des ébauches de très faibles dimensions (régénérats ou développement tardif ?) de pléopodes droits. On sait, par ailleurs, que les pléopodes pairs parfois observés chez les Pagures semblent se localiser sur les segments 4 et 5 et non sur les segments antérieurs de l'abdomen (Reinhardt, 1942 ; Codreanu, 1959).

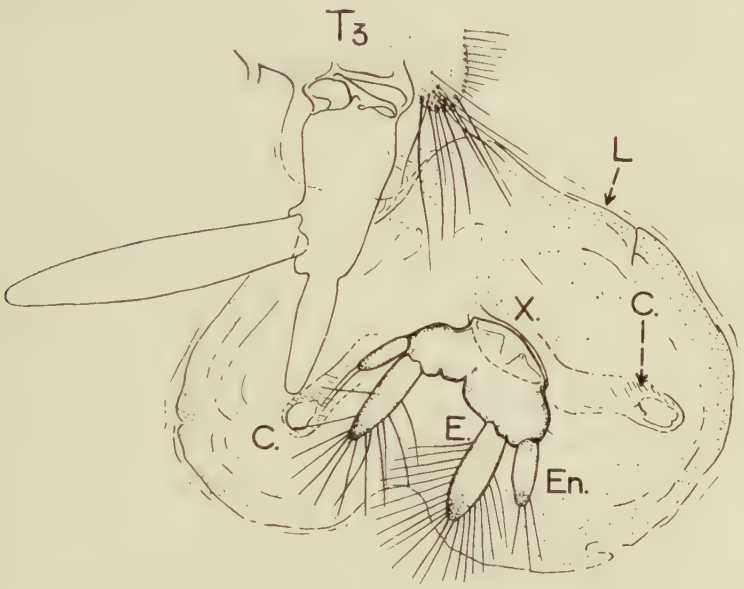

Fig. 21. — *Clibanarius erythropus*. Pléopode tératologique supplémentaire au niveau du 3e segment abdominal (T_3). L. : limite du « pseudo-tergite » ; C. : perforations dues à des larves cryptonisciennes de *Cryptoniscus paauri* Fraisse ; E. et En. : exo-et endopodite ; X. : cavité coxale supplémentaire.

Le déterminisme de ces malformations n'est pas établi. Ayant à plusieurs reprises constaté la pénétration des racines de *Septosaccus* à l'intérieur des pléopodes, j'avais admis que l'envahissement des pléopodes par le système radiculaire du parasite était la cause directe des malformations de ces appendices. Il semble, en réalité, qu'il n'en soit rien.

En examinant des individus porteurs d'un *Septosaccus* sénescent

ayant perdu son sac viscéral, et dont le système radiculaire était particulièrement coloré, j'ai pu constater un certain nombre de cas de pénétration des racines postérieures à l'intérieur des pléopodes 4 et 5, parfois jusqu'à l'extrémité de l'exopodite. Or, ces deux pléopodes, dans tous les cas d'insertion normale du *Septosaccus* sont, sans exception, rigoureusement normaux. Il semble qu'il faille retenir l'opinion de Veillet basée sur ses observations sur *Carcinus maenas*, selon laquelle les déformations tératologiques des pléopodes ne sont pas dues à l'action directe des racines du Rhizocéphale. L'aspect le plus remarquable de cette action tératologique est qu'elle se limite aux pléopodes 2 et 3. Ce fait serait peut-être à mettre en parallèle avec les observations de Ch. Pérez (1931, 1932) sur l'anatomie du système radiculaire de divers Rhizocéphales, en particulier, avec la morphologie et, probablement, la physiologie particulières des racines antérieures des Peltogastrides, terminées par des organites spéciaux, les follicules incolores (analogues aux follicules lagéniformes décrits par Delage sur la Sacculine).

L'action tératologique du *Septosaccus* ne se limite pas strictement aux pléopodes. L'analyse factorielle fait apparaître un très léger phénomène accessoire d'équilibre morphologique entre les dimensions transversales des tergites 2 et 3. Ce phénomène disparaît en épurant les échantillons utilisés : on élimine pour cela, non seulement tous les cas d'insertion franchement anormale du *Septosaccus*, mais aussi les cas, plus discrets, d'insertion légèrement trop antérieure et les cas de trop forte inégalité entre les pléopodes 2 et 3 (ex. : pléopode 2 très régressé suivi d'un pléopode 3 pratiquement normal). Un tel procédé oblige à éliminer près d'un quart des individus parasités : les analyses factorielles exposées dans ce travail concernent uniquement des échantillons ainsi épurés. Néanmoins, aucun cas de tergite indiscutablement tératologique n'a été constaté.

b) *Phénomènes de castration parasitaire.*

Les phénomènes de castration parasitaire chez *Clibanarius erythropus* ne semblent, jusqu'à présent, n'avoir donné lieu à aucune observation. Chez les mâles parasités, j'ai retrouvé les modifications des soies des pléopodes observées par Ch. Pérez (1932) chez *Diogenes pugilator*. Ce phénomène est mieux marqué chez *Clibanarius* que chez *Diogenes*, et correspond, comme le confirme l'étude statistique, à une action plus importante de *Septosaccus rodriguezi* sur la morphologie de son hôte.

Sur les pléopodes mâles indemnes, on n'observe que des soies plumeuses. Des soies simples et des soies serratulées à leur extrémité distale s'observent sur le corps du Pagure, en particulier sur le bord postérieur des tergites, mais non sur les pléopodes. Chez les mâles parasités, des soies capillaires et des soies serratulées apparaissent sur les pléopodes ; elles se localisent d'abord sur l'exopodite et, plus précisément, sur le bord externe de celui-ci, puis, chez les mâles les plus modifiés, envahissent tout le pléopode. Les mâles les moins modifiés, en général des individus de grande taille, peuvent conserver sur leurs pléopodes une pilosité parfaitement normale, ce qui concorde également avec les observations de Ch. Pérez sur *Diogenes*.

Chez les femelles parasitées, inversement, apparaissent des soies plumeuses en proportion variable. L'état neutre des pléopodes est probablement caractérisé par un équilibre entre soies plumeuses et soies capillaires ou serratulées, et cet équilibre varie avec la taille des individus. Il est néanmoins assez remarquable de constater que, à taille égale, on peut observer chez certains mâles parasités une proportion de soies « féminines » plus élevée que chez certaines femelles parasitées. Cette observation semble en contradiction avec l'hypothèse d'un état neutre de la pilosité des pléopodes, état supposé intermédiaire entre un état mâle et un état femelle. Ce fait me paraît constituer un argument complémentaire en faveur de l'hypothèse d'un déterminisme double (deux facteurs hormonaux) de la différenciation sexuelle morphologique femelle des Pagures et des Décapodes en général.

C) Étude biométrique des structures abdominales chez *Clibanarius erythropus* parasité par *Septosaccus rodriguezi*.

a) *Généralités. Origine et composition des échantillons étudiés.*

Les échantillons de *Clibanarius erythropus* parasités, étudiés ici, proviennent tous de la baie de Santa-Manza près de Bonifacio (Corse). Ces échantillons ont été récoltés à des intervalles plus ou moins réguliers, du mois de mai 1960 au mois de septembre 1960. En dehors de cette période, quelques données complémentaires ont été obtenues à partir d'échantillons, d'effectif plus faible, récoltés dans les deux années suivantes. Je n'ai pu disposer d'échantillons prélevés en hiver.

Cette série de prélèvements montre une évolution de la fréquence et de la taille moyenne des individus parasités (porteurs d'un *Septosaccus* externe seulement).

Le diagramme de la figure 22 donne une idée générale de l'évolution de la taille des individus parasités au cours d'une année. J'ai distingué comme je le préciserai plus loin, plusieurs catégories de mâles parasités, selon le degré de régression des orifices : dans le diagramme, je n'ai porté que les données concernant les deux catégories les plus abondantes, c'est-à-dire les mâles à orifices génitaux normaux, d'une part, et les mâles sans orifices génitaux, d'autre part.

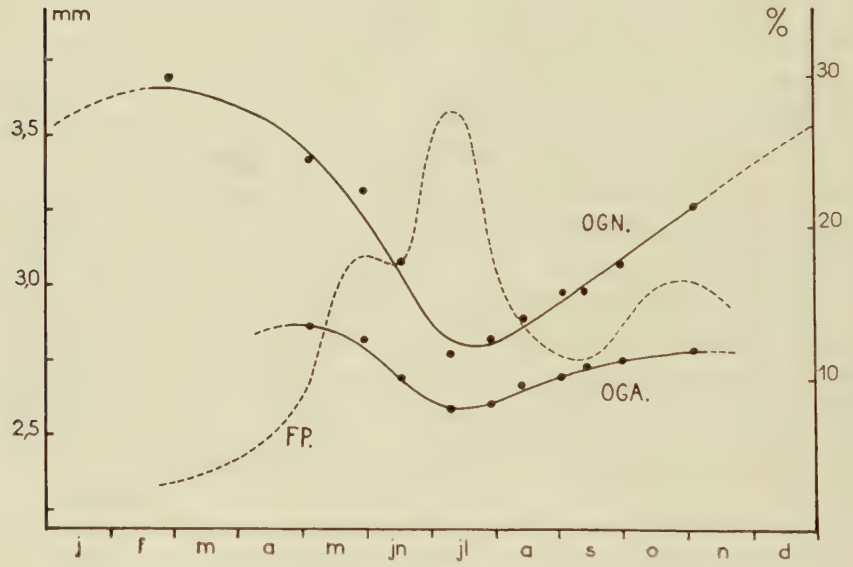

FIG. 22. — Évolution de la taille moyenne des mâles parasités, au cours d'une année. OGN. : individus à orifices génitaux non régressés ; OGA. : individus à orifices génitaux absents ; F.P. : fréquence totale des individus parasités (mâles et femelles).

L'évolution de la taille moyenne des mâles parasités relève de deux causes distinctes. Pour la sous-population de mâles à orifices génitaux absents, on peut considérer qu'il s'agit uniquement d'une accélération du développement du parasite, correspondant à une élévation de la température de l'eau : le sac viscéral du *Septosaccus* apparaît sur des hôtes de plus en plus jeunes, donc de plus en plus petits, ou bien, autre hypothèse, une croissance accélérée du parasite entrave davantage la croissance de l'hôte. Pour la sous-population de mâles à orifices géni-

taux normaux, il faut considérer en plus de cette cause le fait, dû à l'hétérogénéité de ce groupe, que le *Septosaccus* apparaît d'abord sur les individus les plus grands qui sont, en majorité, des individus de deuxième année ; à l'arrière-saison ces individus ont disparu et la sous-population ne comporte plus que des individus de première année, de plus en plus grands, néanmoins, parce qu'infestés de plus en plus tardivement.

L'évolution de la taille moyenne chez les femelles parasitées est peu marquée, et approximativement parallèle à celle des mâles du groupe C (mâles sans orifices génitaux).

Sur le diagramme ci-dessus a été indiqué le pourcentage d'individus parasités au cours des divers mois de l'année. Les fluctuations de ce pourcentage ne correspondent pas, certainement, aux fluctuations réelles du nombre d'individus parasités dans la population totale de *Clibanarius*, mais à des micro-migrations ou même de simples modifications du comportement de certaines catégories d'individus entraînant des fluctuations dans la composition des échantillons récoltés. Le maximum du mois de juillet correspond à une diminution passagère du nombre de femelles ovigères entre deux périodes de ponte successives, et le maximum secondaire du mois d'octobre correspond à la disparition, par mort ou par émigration vers des eaux un peu plus profondes, des femelles adultes, à la fin de la période de reproduction ; les individus parasités conservent, au contraire, l'habitat des femelles ovigères.

Ces quelques considérations et les diagrammes qui les illustrent, montrent que tout essai d'estimation de la composition réelle de la population se heurte aux difficultés inhérentes à l'existence de légères différences écologiques entre les diverses catégories d'individus : mâles, femelles, individus parasités, etc. De plus, l'écologie de chaque catégorie d'individus évolue au cours de l'année et du cycle sexuel.

Chez *Clibanarius erythropus*, les individus parasités, mâles ou femelles, s'apparentent par leur comportement aux femelles ovigères, tout au moins lorsque le *Septosaccus* devient externe, et tendent à se masser sur des rochers semi-émergés ou sous une couche d'eau très faible. Les mâles indemnes se tiennent, en moyenne, à une profondeur un peu supérieure.

Ce parallélisme écologique entre les femelles reproductrices et les individus parasités des deux sexes, déjà remarqué par divers auteurs, sera discuté ultérieurement à propos du parasitisme chez *Diogenes pugilator*.

Les échantillons étudiés ici ont été récoltés dans des conditions très constantes, dans une série de micro-stations bien déterminées (surfaces rocheuses semi-immergées), dans le but, primitivement, d'étudier la composition de la population et son évolution au cours de l'année. J'ai ainsi pu constater que seules certaines catégories d'individus pouvaient donner lieu à un échantillonnage fidèle : d'une part, les femelles ovigères et, d'autre part, les individus parasités des deux sexes. La fréquence relative et les dimensions moyennes des individus de ces deux catégories semblent pratiquement indépendantes des conditions dans lesquelles la récolte des échantillons a été réalisée (moment de la journée, état d'agitation de l'eau, etc.). Il n'en est pas de même pour les mâles et surtout pour les individus juvéniles dont le comportement et l'habitat sont sujets à d'importantes fluctuations.

Des différences d'habitat entre mâles et femelles et des migrations à l'époque de la reproduction ont été signalées chez diverses espèces de Pagures (Issel, 1916 ; S. Mouchet, 1931). Carayon (1941), en particulier, a mis en évidence, à Arcachon, une migration des mâles de *Clibanarius erythropus* vers les eaux superficielles au moment de la reproduction.

b) *Étude biométrique des mâles parasités.*

α) *Composition des échantillons étudiés. Classification des individus parasités.* - L'échantillon utilisé dans l'étude statistique des structures abdominales résulte de la réunion des échantillons récoltés en 1960, du mois de mai au mois d'août. L'ensemble représente au total 1 651 individus (fig. 23 et 24).

J'ai essayé de classer les mâles parasités en un certain nombre de groupes aussi homogènes que possible. Plusieurs critères de commodité ou d'intérêt inégal ont été envisagés.

L'examen des testicules et des canaux déférents montre que l'action du Rhizocéphale sur l'ensemble de l'appareil génital est très importante. La régression de l'appareil génital semble mieux marquée que chez la plupart des Pagures que j'ai eu l'occasion d'examiner, en particulier *Diogenes pugilator* parasité par *Septosaccus cuenoti*.

Les spermatophores de *Clibanarius* sont du type pédonculé, comme chez tous les Pagures, à quelques rares exceptions près (Matthews, 1957), tout en présentant des caractères très particuliers (S. Mouchet,

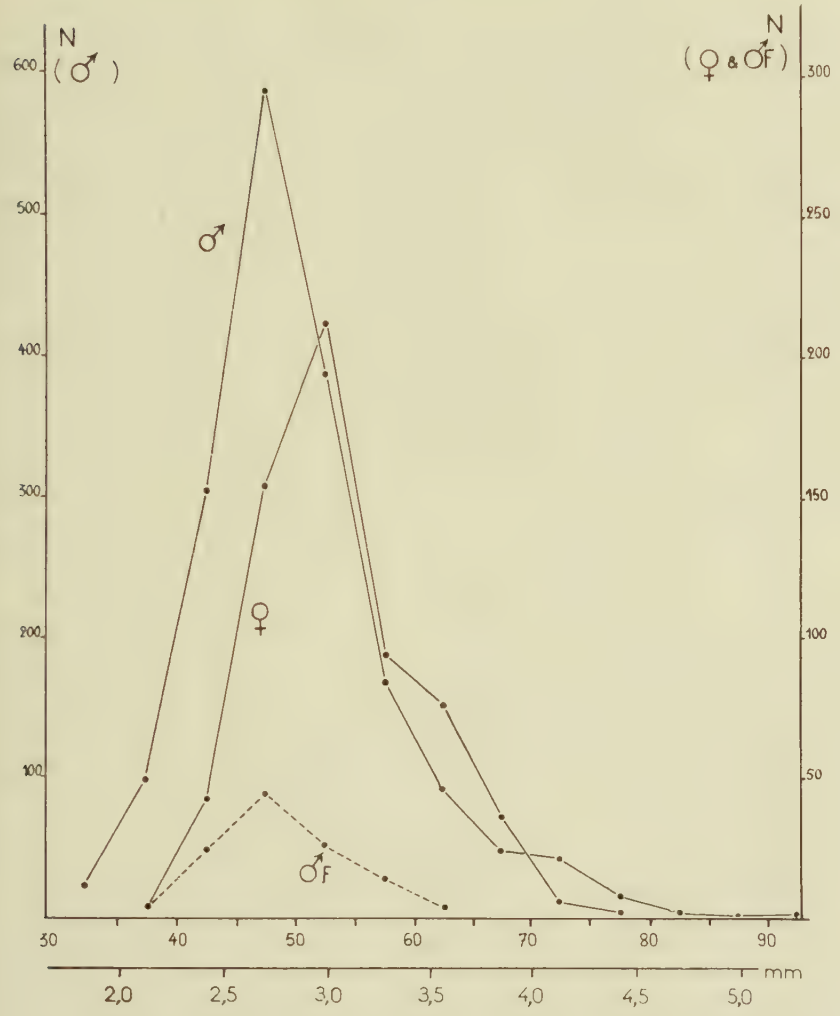

FIG. 23. — Taille des individus parasités. Polygones de fréquence des mâles, des femelles et des mâles anormaux à orifices génitaux supplémentaires femelles. Dimensions en unités micrométriques (u = .0568 mm) et correspondance en millimètres.

1931). Chez la grande majorité des individus parasités, on ne distingue pas de spermatophores dans les canaux déférents. Les canaux déférents sont eux-mêmes très régressés, parfois totalement (?) disparus. Chez une minorité d'individus de grande taille, on peut observer des spermatophores bien identifiables et parfois (probablement moins de 2 % des individus) d'aspect strictement normal. Les difficultés d'utilisation de ce critère m'ont conduit à l'abandonner et à classer les

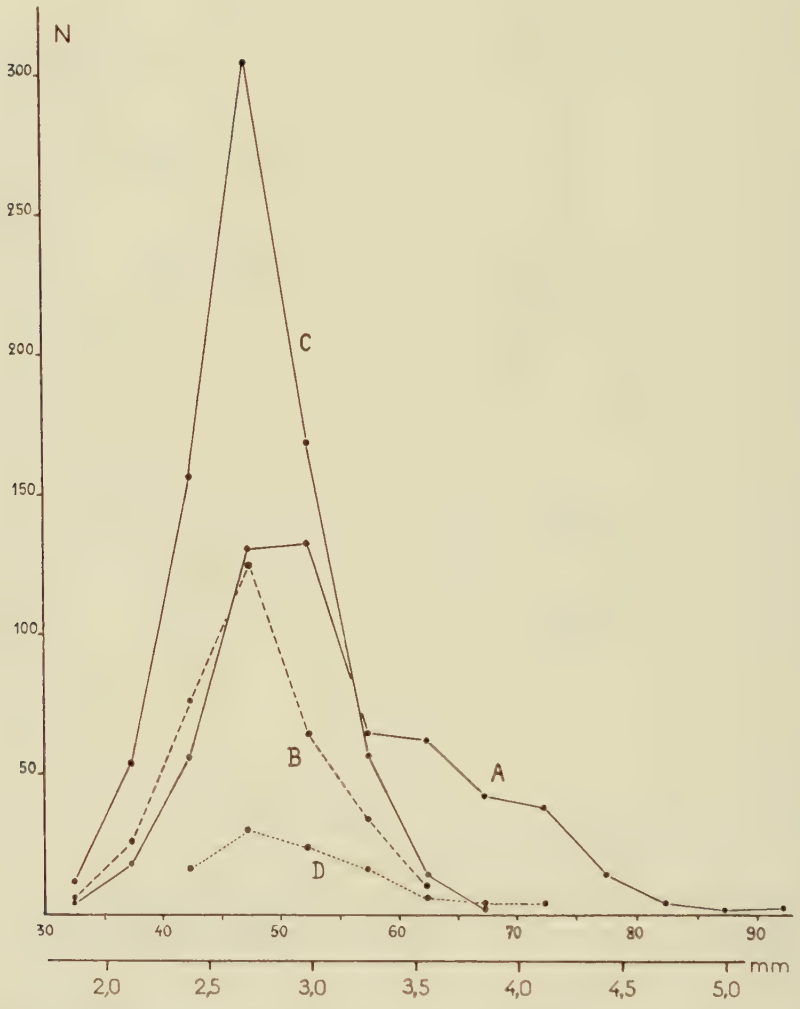

FIG. 24. — Taille des mâles parasités. Polygones de fréquence des mâles à orifices génitaux normaux (A), régressés (B) ou absents (C), et des mâles à orifices génitaux supplémentaires femelles (D).

individus selon le degré de régression des orifices génitaux. J'ai donc distingué trois catégories d'individus mâles parasités :

1) Individus à orifices génitaux normaux ;

2) Individus à orifices génitaux présents, mais plus ou moins régressés.

3) Individus à orifices génitaux totalement disparus.

Les polygones de fréquence établis pour la taille des individus de

ces trois catégories montrent que la sous-population d'individus parasités à orifices génitaux normaux est nettement hétérogène et comprend des individus appartenant probablement à deux générations successives. Les deux autres catégories sont visiblement homogènes et, de plus, ne se distinguent par aucune différence significative de taille. On doit donc admettre que la population de mâles parasités se compose de deux catégories d'individus d'âge différent : des individus de plus d'un an, relativement peu modifiés par la présence du *Septosaccus* et dont les orifices génitaux ne sont pas régressés ; des individus de moins d'un an, souvent intensément modifiés par le parasite, et dont les orifices génitaux présentent tous les degrés possibles de régression, depuis la conservation intégrale jusqu'à la disparition totale.

Les polygones de fréquence rassemblés dans la fig. 24 permettent de constater directement l'absence de corrélation entre taille des individus et degré de régression des orifices génitaux dans la sous-population d'individus de première année.

β) *Individus mâles à orifices génitaux femelles supplémentaires.* — La présence occasionnelle d'orifices génitaux mâles, même rudimentaires, chez des femelles de Pagures, ne semble jamais avoir été signalée, et je n'en ai observé aucun cas. Par contre, la présence d'orifices génitaux femelles chez des individus mâles, par ailleurs sexuellement normaux, n'est pas rare et a été signalé avec une fréquence variable chez diverses espèces. J'ai pu observer cette anomalie chez *Dardanus arrosor*, *Paguristes oculatus* et *Clibanarius erythropus*. Ch. Pérez (1932) la signale chez *Pagurus cuanensis* et *Calcinus ornatus*. Dans cette dernière espèce, plus de la moitié des mâles présentent des orifices génitaux femelles généralement inégaux. Chez certains *Aniculus*, la totalité des mâles présente des orifices femelles rudimentaires.

Chez *Clibanarius erythropus*, la présence d'orifices génitaux femelles chez les mâles est assez rare et la fréquence de cette anomalie peut varier d'une station à une autre : rare en Provence et dans le Cap Corse (environ 1 %), mais relativement fréquente dans le sud de la Corse et le nord de la Sardaigne. Dans la population de *Clibanarius* étudiée ici (Santa-Manza, Corse) la fréquence de cette anomalie était de 7,53 % chez les mâles indemnes, ou considérés comme tels. Comme le montre l'histogramme A de la fig. 25, l'orifice femelle supplémentaire est plus fréquent à gauche ou du moins plus développé.

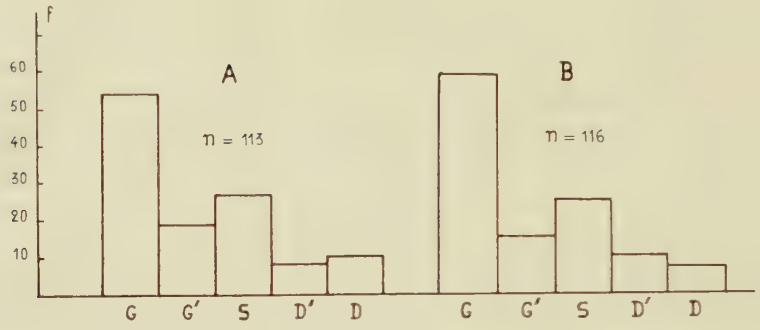

FIG. 25. — Orifices génitaux femelles chez des mâles. A. : histogramme des individus indemnes ; B. : histogramme des individus parasités. Orifices subsymétriques (S), dominant à gauche ou à droite (G' et D'), présents uniquement à gauche ou à droite (G et D).

Parmi les individus parasités examinés, un certain nombre d'entre eux, tout d'abord considérés comme femelles, étaient dépourvus d'orifices génitaux mâles, mais présentaient des orifices génitaux femelles réduits ou asymétriques. Étudiés séparément, ce petit groupe d'individus (7,03 % de l'échantillon étudié) paraît être composé en totalité de mâles et permet de mettre en évidence les équilibres morphologiques abdominaux caractéristiques des mâles parasités. L'histogramme B de la fig. 25 montre que chez les mâles parasités comme chez les mâles indemnes, l'orifice femelle supplémentaire est plus fréquent à gauche. Les deux histogrammes ne diffèrent pas significativement ; néanmoins, il faut tenir compte du fait que l'histogramme B est probablement affecté de diverses erreurs (quelques mâles à orifices femelles très développés ont pu être considérés comme des femelles vraies, en l'absence de tout autre caractère mâle indiscutable).

CODREANU (1959) signale, chez *Diogenes pugilator* de la Mer Noire, une régression éventuelle des orifices génitaux chez les femelles parasitées, ce que je n'ai pas observé de façon certaine sur les *Diogenes* de l'Atlantique, ni sur les *Clibanarius* de Corse ou de Sardaigne. Cet auteur indique également que la régression touche davantage l'orifice droit, mais sans fournir de données numériques sur la fréquence de ces cas. Il est possible, si toutefois cette fréquence est faible, que certains de ces individus soient des mâles et non des femelles. Cette interprétation, conforme aux observations faites sur *Clibanarius erythropus*, s'accorderait avec l'hypothèse que les orifices génitaux femelles constituent un caractère anatomique stable, génétiquement déterminé, alors que

les orifices génitaux mâles constituent un caractère sexuel secondaire à contrôle hormonal.

γ) *Analyse factorielle des structures abdominales : résultats et interprétation.* — Les trois catégories de mâles parasités, précédemment distinguées, ont été étudiées séparément. Les mensurations utilisées pour l'établissement des tableaux d'intercorrélations sont les mêmes que celles utilisées précédemment dans l'étude des mâles et femelles indemnes (tableaux XXI, XXII et XXIII).

TABLEAU XXI

Dimensions comparées des principales structures abdominales dans trois sous-populations de *Clibanarius erythropus* (Santa-Manza, Corse ; 1960). n = 300, 500 et 335. M et σ en millimètres.

	Femelles ovigères		Femelles parasitées		Mâles parasités (B)	
	M	σ	M	σ	M	σ
T_2	1,988	0,168	1,913	0,272	1,834	0,303
T_3	1,517	0,175	1,464	0,237	1,363	0,225
T_4	2,243	0,174	2,254	0,261	2,030	0,286
T_5	2,325	0,184	2,275	0,303	2,007	0,278
Tl_2	1,424	0,122	1,370	0,207	1,162	0,171
Tl_3	1,897	0,138	1,899	0,281	1,610	0,235
Tl_4	1,816	0,148	1,848	0,268	1,630	0,248
Tl_5	1,556	0,135	1,564	0,228	1,345	0,199
E_4	3,867	0,465	2,390	0,791	1,509	0,411
E_5	1,299	0,185	1,336	0,251	1,105	0,192
R	3,029	0,184	3,013	0,377	2,682	0,338
Ae	31,012	2,315	30,460	2,298	29,035	2,174

L'analyse des tableaux de corrélations, établis à partir de la totalité des individus de chaque échantillon, conduit à extraire trois ou même quatre facteurs centroïdes, les deux derniers peu importants et difficilement interprétables. L'utilisation dans l'analyse d'une seule mesure d'appendice (le pléopode 4 ou le pléopode 5) simplifie les résultats et permet de démontrer l'existence d'un assez fort excès de corrélation entre les longueurs des exopodites 4 et 5, ce qui est conforme aux observations faites sur les mâles indemnes.

TABLEAU XXIII

Facteurs centroïdes (f) obtenus à partir du tableau XXII et facteurs après transformation orthogonale (**F** = f**Z**).

	f		**F** = f**Z**	
	fI	fII	FI	FII
T_2	.5908	—.5763	.5619	—.6045
T_3	.6674	—.5593	.6392	—.5913
T_4	.8868	—.2038	.8758	—.2470
T_5	.9538	.0379	.9545	—.0089
Tl_2	.9061	.1346	.9116	.0901
Tl_3	.9066	.0579	.9084	.0134
Tl_4	.9349	.2115	.9441	.1654
Tl_5	.9497	.1379	.9554	.0913
E_4	.7266	.4625	.7484	.4264
E_5	.8433	.1953	.8518	.1538
Ac	.7130	.0561	.7149	.0211
R	.9288	.0455	.9299	.0...

$$\mathbf{Z} = \begin{vmatrix} .998800 & -.048978 \\ .048978 & -.998800 \end{vmatrix}$$

L'examen de ces résultats préliminaires permet, de même, d'attribuer la possibilité d'extraire un troisième facteur centroïde non négligeable à l'existence d'un équilibre local entre les dimensions transversales des tergites 2 et 3. Cet équilibre qui se traduit par une légère diminution de la corrélation $r_{T_2T_3}$ est probablement dû, comme je l'ai indiqué précédemment, à une légère action tératologique locale du *Septosaccus*. Cette action se manifeste par un léger élargissement du tergite, lié probablement à la réduction de la cavité coxale correspondante, et, selon le niveau de l'insertion du *Septosaccus*, affecte davantage le tergite 2 ou le tergite 3. Les tableaux de corrélations analysés ici ont donc été calculés une seconde fois, à partir des seuls individus considérés comme strictement normaux au point de l'insertion du *Septosaccus*. Cette épuration des échantillons rend négligeable l'équilibre morphologique entre les tergites 2 et 3, et entraîne pour les trois échantillons considérés une légère augmentation de la corrélation $r_{T_2T_3}$. Néanmoins, l'extraction d'un troisième facteur reste nécessaire pour obtenir une restitution correcte des coefficients de corrélation et en particulier de $r_{E_4E_5}$. Si l'on renonce à utiliser simultanément les mensurations des pléopodes 4 et 5, deux facteurs suffisent pour rendre compte de façon assez précise de la totalité des corrélations observées, ce qui différencie nettement les mâles parasités des femelles normales, ovigères ou non,

pour lesquelles l'analyse factorielle, effectuée à partir de la même série de mesures, donne toujours au moins trois facteurs significatifs.

Pour accroître légèrement la précision de l'analyse, j'ai utilisé simultanément les deux mesures E_4 et E_5, mais en considérant la corrélation $r_{E_4E_5}$ comme une communauté indéterminée supplémentaire et en la remplaçant par une estimation. Cette estimation est obtenue à partir des facteurs donnés par l'analyse de deux tableaux de corrélations contenant respectivement soit E_4, soit E_5.

Ce procédé a été utilisé pour les trois échantillons de mâles parasités ainsi que pour les femelles à orifices génitaux réduits ou asymétriques qui, comme je l'ai indiqué précédemment et comme les résultats de l'analyse factorielle le prouvent, sont, probablement sans exception, des mâles.

L'analyse du tableau de corrélations obtenu à partir des individus du groupe A (mâles à orifices génitaux normaux) a conduit à l'extraction de plus de deux facteurs (trois ou même quatre) sans qu'il soit possible d'interpréter de façon acceptable les facteurs supplémentaires, d'ailleurs probablement non significatifs. Cet échantillon pouvant être considéré comme nettement hétérogène et rassemblant des individus de tailles trop disparates (fig. 24), j'ai renoncé à l'étudier en totalité et en ai extrait un échantillon sélectionné A′ ayant arbitrairement même moyenne et même écart-type que l'échantillon C (orifices génitaux absents). Cet échantillon directement comparable aux trois autres échantillons s'est montré susceptible d'être analysé avec une bonne précision en deux facteurs seulement.

Comme dans les chapitres précédents, j'ai admis que la dimension de référence R (longueur de la partie céphalique de la carapace) ne dépendait que du facteur général de taille. Les facteurs centroïdes obtenus dans les quatre analyses ont donc fait l'objet d'une transformation orthogonale telle que la saturation de R en F II soit nulle.

Le diagramme fig. 26 rassemble et permet de comparer directement les résultats des quatre analyses factorielles. Les saturations du facteur II sont portées en ordonnée, l'abscisse correspondant au rang du segment abdominal considéré : les points représentatifs des pléopodes 4 et 5 sont reportés dans la partie droite du diagramme.

Les équilibres morphologiques ainsi mis en évidence ressemblent d'assez près à l'équilibre majeur (facteur II) observé chez les femelles normales adultes ou ovigères avec, toutefois, quelques légères diffé-

rences. On peut notamment constater que le facteur II intervient de façon sensiblement égale dans la variance des tergites T_2 et T_3 (dimension transversale) chez les mâles parasités, alors que chez les femelles, il est dans tous les cas dominant sur T_3.

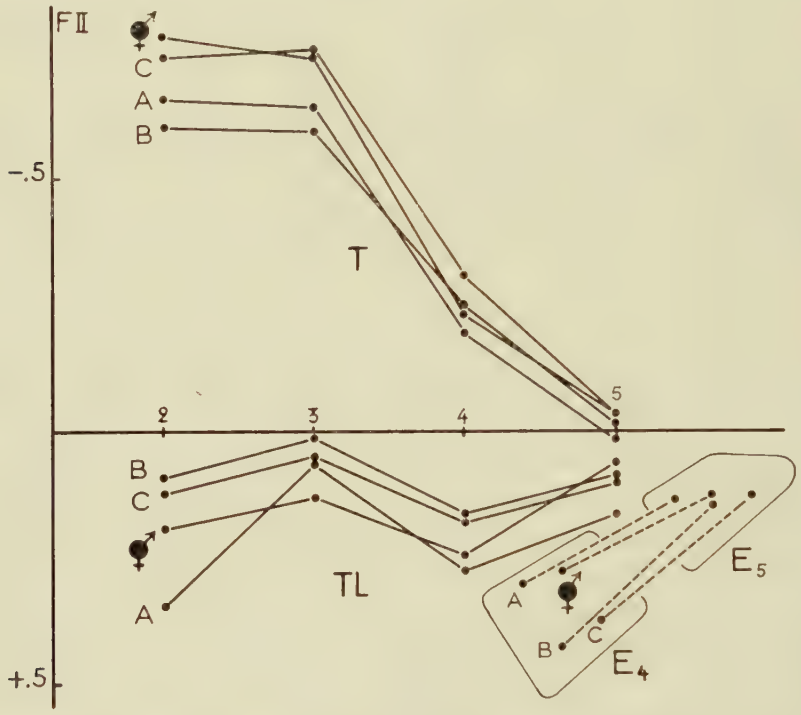

Fig. 26. — Saturations comparées en F II chez les mâles parasités des catégories A, B, C et D.

Les pléopodes 4 et 5 interviennent dans les équilibres morphologiques abdominaux de la même façon que chez les femelles, bien que les dimensions du pléopode 4 et, dans une moindre mesure celles du pléopode 5, restent largement inférieures à celles des pléopodes femelles.

Le second fait important qui se dégage des résultats comparés des quatre analyses factorielles est la quasi-identité des équilibres morphologiques dans les trois sous-populations de mâles parasités. Seule la sous-population A (représenté par un échantillon sélectionné pour la taille) se distingue légèrement des trois autres par une saturation en F II plus grande sur Tl_2. La sous-population de mâles parasités à orifices génitaux femelles, bien que représentée par un échantillon de

taille moyenne un peu plus élevée, ne semble pas pouvoir être distinguée des autres, si ce n'est par une importance un peu plus grande du facteur II dans la variance des tergites Tl_2, Tl_3 et Tl_4 (dimensions longitudinales).

On peut préciser cette comparaison entre les quatre sous-populations, en supposant les trois échantillons ramenés à un même écart-type de la dimension de référence R (en utilisant les relations de sélection sur une variable) et en éliminant théoriquement la variance intrinsèque des mensurations utilisées (c'est-à-dire, en attribuant à chaque vecteur-test une longueur égale à l'unité, sans modifier le rapport de ses projections sur les axes des facteurs I et II supposés être les seuls facteurs communs).

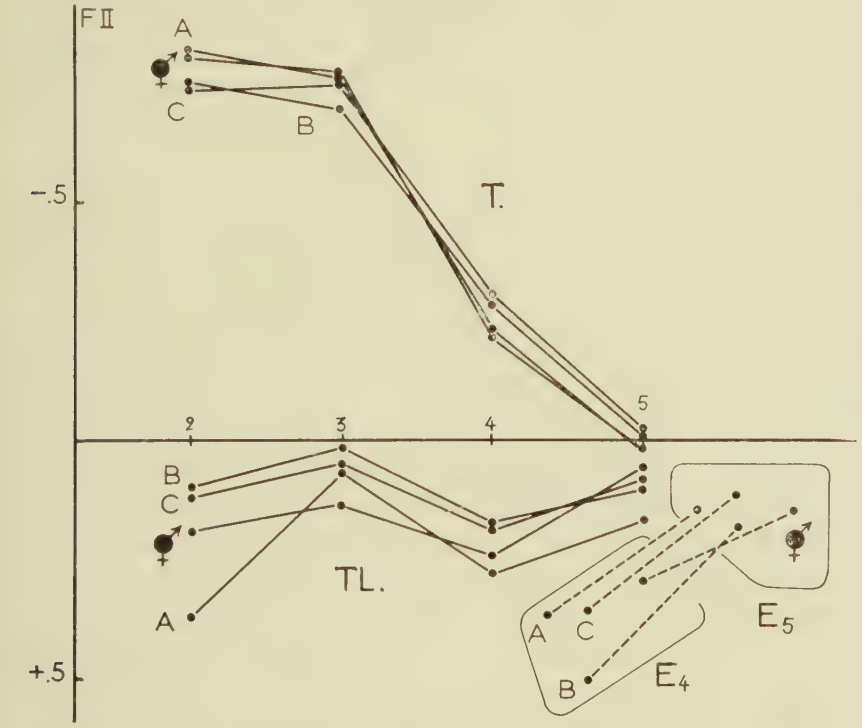

FIG. 27. — Saturations comparées en F II chez les mâles parasités (après normalisation des vecteurs-test et correction de l'effet de sélection sur R).

Le diagramme de la fig. 27 permet de comparer les nouvelles saturations « corrigées » obtenues pour le facteur II. On note, dans l'ensemble, une confirmation de l'identité des équilibres morphologiques

dans les quatre sous-populations, en particulier pour les dimensions transversales des tergites T_2, T_3, T_4 et T_5. Pour les dimensions longitudinales, ce fait est moins évident, sauf dans les sous-populations B et C remarquablement semblables à ce point de vue.

δ) *Interprétation générale des résultats de l'analyse factorielle.* — L'étude par l'analyse factorielle des équilibres morphologiques abdominaux chez les mâles parasités de *Clibanarius erythropus* permet d'établir deux faits essentiels :

1) La présence de *Septosaccus* s'accompagne d'une ensemble de modifications concomitantes des structures abdominales de l'hôte. Les équilibres morphologiques ainsi mis en évidence s'apparentent indiscutablement aux équilibres morphologiques observés chez les femelles, et les modifications des tergites abdominaux sont les mêmes : rétrécissement transversal et allongement. Il y a également augmentation des dimensions des pléopodes ;

2) L'équilibre morphologique, observé chez les mâles, est simple, analysable à l'aide d'un seul facteur (en plus du facteur général correspondant à la « taille générale » des individus). Cet équilibre n'est donc pas assimilable à l'équilibre double observé chez les femelles : il est néanmoins très proche de l'équilibre majeur (facteur II) des femelles.

On peut donc affirmer que le phénomène de féminisation morphologique des mâles parasités est, malgré un indéniable parallélisme, distinct du phénomène de féminisation normale observable au cours du développement des femelles. Les mêmes constatations seront faites dans le chapitre suivant concernant le parasitisme chez *Diogenes pugilator*, et permettent une interprétation générale du phénomène de « féminisation morphologique ». La présence du parasite entraîne une diminution du facteur hormonal contrôlant la différenciation sexuelle mâle et un retour vers un état neutre. Chez les mâles indemnes, ce facteur est normalement saturant et les dimensions des structures abdominales, atteignant leur maximum de masculinisation morphologique, ne sont plus fonction que de la taille de l'individu et d'un certain nombre de facteurs génétiques à action généralement discrète et locale. Chez les mâles parasités, le facteur masculinisant cesse d'être saturant, ce qui entraîne le « démasquage » d'équilibres morphologiques qui sont, en réalité, des équilibres de masculinisation.

Ces considérations seront reprises ultérieurement, après l'étude du parasitisme chez *Diogenes pugilator*, dans un essai d'interprétation générale des phénomènes de différenciation sexuelle morphologique chez les Pagures et chez les autres Décapodes.

ε) *Comparaison des diverses sous-populations de mâles parasités.* — L'analyse factorielle ayant révélé chez les quatre sous-populations de *Clibanarius* parasités une quasi-identité des équilibres morphologiques, il est possible de comparer l'intensité des modifications morphologiques présentées par les individus de ces quatre catégories. On peut, pour chaque individu, calculer un coefficient de « féminisation » ou plus exactement de « neutralisation parasitaire ». Ce coefficient, que j'appellerai ici « coefficient de neutralisation morphologique », peut être conçu comme étant proportionnel au facteur II.

Le facteur II donné par l'analyse est orthogonal au facteur taille (facteur F I ou général), alors qu'il est peu probable, sinon invraisemblable, que l'intensité de la « neutralisation parasitaire vraie » soit effectivement sans corrélation avec la taille des individus. Le degré de régression des orifices génitaux, critère de classification adopté plus haut, se montre pratiquement indépendant de la taille. Si ce critère est valable et permet de classer effectivement les divers individus selon leur degré de « neutralisation parasitaire morphologique », la condition d'orthogonalité de cette neutralisation avec la taille des individus pourra être considérée comme approximativement remplie et l'estimation du facteur II constituera pour chaque individu une estimation correcte du « coefficient de neutralisation morphologique ».

Le facteur II a été estimé par régression à partir du tableau de corrélations de l'échantillon B (orifices génitaux présents, mais plus ou moins régressés) considéré comme un cas moyen, et de la série correspondante des saturations en F II. L'équation d'estimation de F II ainsi obtenue est :

$$\widehat{F\,II} = -.3834\,T^*_2 \quad -.4508\,T^*_3 \quad -.2876\,T^*_4 \quad -.0619\,T^*_5$$
$$+.1012\,Tl^*_2 \quad +.0118\,Tl^*_3 \quad +.3895\,Tl^*_4 \quad +.0310\,Tl^*_5$$
$$+.3172\,E^*_4 \quad +.1112\,E^*_5 \quad +.0053\,Ae^* \quad -.0208\,R^*$$

T^*_2, T^*_3, etc. étant les mesures normalisées de T_2, T_3, etc.

Dans le calcul d'estimation, comme dans tous les calculs de coefficients de corrélations contenus dans ce travail, j'ai utilisé directement

les logarithmes décimaux des mesures micrométriques, après avoir divisé chacun des coefficients de régression par l'écart-type de la mesure correspondante. Les estimations ainsi obtenues diffèrent de l'estimation ci-dessus en mesures normalisées par une constante, ce qui est sans importance dans le cas présent.

Le facteur II a été estimé pour la totalité des individus mâles parasités et, pour chaque échantillon, un polygone de fréquence des valeurs ainsi obtenues a été établi. Les quatre polygones de fréquence correspondant aux quatre échantillons étudiés ont été superposés dans le diagramme fig. 28.

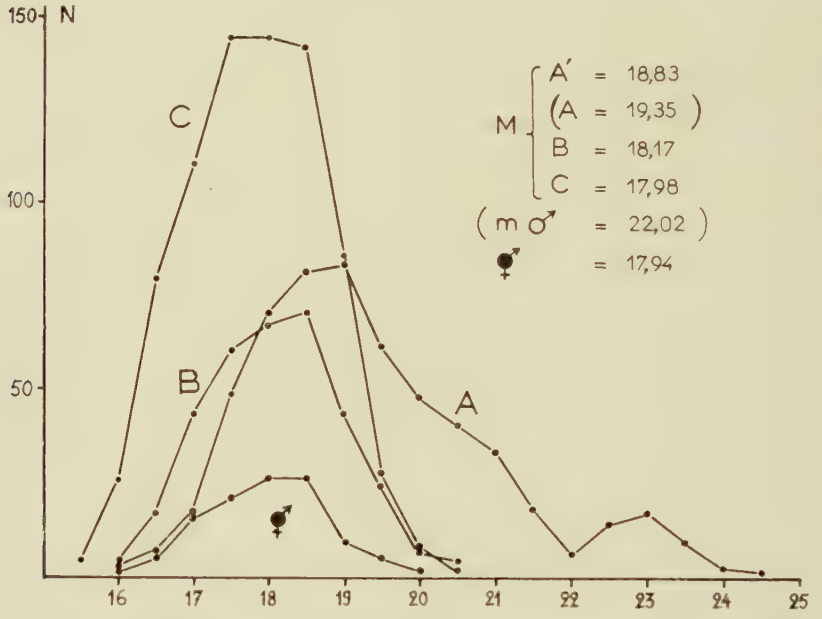

FIG. 28. — Distribution de fréquence du coefficient de neutralisation parasitaire (# F II) dans les quatre catégories de mâles parasités.

Le polygone de fréquence A correspond à la totalité des individus à orifices génitaux normaux et non à l'échantillon partiel analysé ci-dessus. Ce polygone de fréquence n'est pas, de ce fait, directement comparable aux trois autres, car la condition d'orthogonalité de R et de l'estimation de F II n'y est plus réalisée. Il permet cependant d'isoler un petit groupe d'individus de taille moyenne élevée et comprenant la totalité des individus à canaux déférents et spermatophores normalement développés.

Les polygones de fréquence des sous-populations B, C et D, approximativement symétriques, présentent une communauté d'aspect due probablement à la structure des échantillons utilisés : ces échantillons sont formés par la réunion d'échantillons prélevés à des dates régulièrement échelonnées et montrant une évolution simultanée de la taille et du coefficient de neutralisation.

Les estimations moyennes de F H pour les quatre échantillons sont peu différentes ; en particulier, il n'y a pas de différence significative entre les échantillons B et D (mâles à orifices femelles). Seuls les mâles à orifices génitaux normaux sont nettement moins neutralisés (les données numériques détaillées sont réunies dans la légende de la fig. 28).

Ces résultats permettent d'établir que le degré de régression des orifices génitaux, en corrélation faible, bien qu'indiscutable, avec le coefficient de neutralisation morphologique, ne constitue pas un critère efficace pour distinguer les divers degrés de neutralisation parasitaire.

La régression des orifices mâles n'est pas liée directement aux équilibres morphologiques abdominaux. La formation et le maintien de ces orifices ne sont probablement pas contrôlés par le facteur masculinisant, de façon directe, mais semblent liés au développement de l'appareil génital et, en particulier, des canaux déférents. On peut admettre que le développement du canal déférent induit localement la formation d'un orifice génital mâle et que cet orifice s'oblitère de façon irrégulière lors des mues suivant la régression du canal déférent. Si l'on admet que le canal déférent lui-même est sous le contrôle du testicule, comme le suggèrent les observations de S. Mouchet (1931), le contrôle des orifices génitaux mâles doit alors être considéré comme doublement indirect. Ceci permet d'expliquer la quasi-indépendance entre les transformations morphologiques abdominales et la régression des orifices génitaux chez les mâles parasités.

c) *Étude biométrique des femelles parasitées.*

α) *Composition de l'échantillon étudié.* — L'échantillon étudié ici a été extrait de la même population que les mâles parasités étudiés précédemment et comprenait initialement 616 individus. Après élimination de 120 individus à insertion plus ou moins atypique du *Septosaccus* ou porteurs d'anomalies diverses (pléopodes symétriques, homoeoses,

déformations cicatricielles, etc.), l'échantillon a été ramené à 500 individus sur lesquels a porté l'analyse factorielle.

Le polygone de fréquence des tailles (R) correspondant à l'échantillon total est assez nettement assymétrique (fig. 23).

Le parallélisme écologique, impliquant une similitude de l'échantillonnage, entre les individus parasités mâles ou femelles et les femelles ovigères, autorise une comparaison entre l'échantillon total des femelles parasitées et l'échantillon total des femelles ovigères récoltées simultanément. La dissymétrie de la distribution de fréquence, observée chez les femelles parasitées, se retrouve chez les femelles ovigères où elle est même un peu mieux marquée (fig. 5).

La taille moyenne dans ces deux sous-populations ne diffère pas significativement, contrairement à ce que l'on observe chez les *Diogenes pugilator* de l'Atlantique, où la taille moyenne des femelles parasitées est nettement supérieure à celle des femelles ovigères.

Il faut, par ailleurs, remarquer que ces deux échantillons sont l'un et l'autre assez artificiels, puisqu'ils sont composés, comme les échantillons de mâles étudiés plus haut, de la réunion de récoltes effectuées d'avril à septembre 1960. Néanmoins, il a été vérifié que la dissymétrie des distributions de fréquence n'est pas liée à cette particularité des échantillons.

La population de femelles parasitées et celle de femelles ovigères se composent probablement de deux sous-populations différentes par la taille moyenne des individus. Les individus de petite taille représentent, dans les deux cas, la sous-population de beaucoup la plus nombreuse.

On peut admettre que, dans la population étudiée, coexistent des individus appartenant à deux générations successives. Il faut cependant remarquer que, dans le cas présent, la différence de taille moyenne entre les individus de ces deux générations est faible ; elle est, en particulier, au moins deux fois plus faible que celle mise en évidence dans les populations de femelles ovigères de la région de Marseille.

En l'absence de critères permettant de distinguer ces deux catégories d'individus chez les femelles ovigères et chez les femelles parasitées, il est difficile de comparer la composition en âges et en tailles de ces deux populations et d'évaluer l'action éventuelle du parasite sur la croissance de son hôte. Néanmoins, on peut estimer que cette action est faible : le développement du *Septosaccus* n'entrave pas davantage la croissance de son hôte que le développement génital normal

auquel, à divers points de vue, il semble se substituer physiologiquement.

Le problème de l'action des Peltogastrides sur la croissance de leur hôte sera repris ultérieurement, à propos de l'action de *Septosaccus cuenoti* sur *Diogenes pugilator*.

Je mentionnerai également la présence, dans la population de femelles parasitées, de deux individus de très grande taille (R = 4,35 mm et R = 4,60 mm) porteurs simultanément d'une ponte normale et d'un *Septosaccus* externe.

Le développement génital femelle complet est très rare chez les Crustacés parasités par des Rhizocéphales. Brinkmann (1936) constate qu'une ponte normale est fréquente chez certaines espèces de *Munida* (Galathéidés) parasitées par *Triangulus boschmai*, mais ne s'observe jamais chez les *Munida* parasitées par *Lerneodiscus ingolfi* ou par *Triangulus munidae*. Chez les Pagures et les Crabes, le développement simultané d'une ponte normale et d'un Rhizocéphale ne semble guère avoir été signalé qu'à titre d'exceptions individuelles.

3) *Analyse factorielle des structures abdominales.* - Dans l'impossibilité d'établir, de façon valable, des catégories de taille, d'âge ou de degré de transformation morphologique parasitaire, l'échantillon de femelles parasitées a été étudié en entier sans subdivision.

Les mensurations utilisées sont les mêmes que chez les mâles parasités. Les mesures des pléopodes ont été réduites à deux : la longueur de l'exopodite 4 et celle de l'exopodite 5. Pour les raisons exposées précédemment, le coefficient de corrélation $r_{E_4E_5}$ trop élevé et considéré comme relevant en partie d'un important facteur local, a été remplacé par une estimation nettement plus faible. Moyennant un ajustement précis des communautés et de la corrélation estimée $r'_{E_4E_5}$, l'analyse factorielle a pu être poussée jusqu'à l'extraction de 4 facteurs communs (tableaux XXIV et XXV).

En se bornant à l'extraction de 3 facteurs communs, on peut déjà observer que la structure factorielle tridimensionnelle ainsi obtenue présente une notable similitude d'aspect avec celle obtenue à partir de divers échantillons de femelles normales, tout en s'en différenciant par certaines particularités. Le facteur centroïde II présente une saturation maxima sur T_2, ce que l'on n'observe jamais chez les femelles normales, ovigères, préovigères ou juvéniles.

TABLEAU XXIV

Clibanarius erythropus (- parasitées ; Santa-Manza, Corse ; 1960). Tableau d'intercorrélations.

	T_2	T_3	T_4	T_5	Tl_2	Tl_3	Tl_4	Tl_5	E_4	E_5	R	Ae
T_2	.											
T_3	.8150	.										
T_4	.6522	.7390	.									
T_5	.5300	.6424	.8466	.								
Tl_2	.3892	.4385	.7063	.8069	.							
Tl_3	.4635	.5076	.7441	.8336	.8853	.						
Tl_4	.3743	.4402	.6876	.8015	.8834	.8949	.					
Tl_5	.4078	.4941	.7471	.8600	.8879	.8956	.9035	.				
E_4	.2666	.3784	.6500	.7699	.7609	.7667	.7841	.8069	.			
E_5	.4285	.5094	.7125	.7900	.7682	.7879	.7769	.8047	.8017	.		
R	.5523	.6272	.8143	.8827	.8521	.8770	.8590	.8834	.7681	.7960	.	
Ae	.3801	.4382	.5681	.6149	.5916	.6050	.6000	.6170	.5426	.5566	.6261	.

TABLEAU XXVII

Diogenes pugilator (; parasités ; Arcachon ; 1962). Échantillon A (spermatophores apparemment normaux). Tableau d'intercorrélations.

	T_1	T_2	T_3	T_4	T_5	Tl_2	Tl_3	Tl_4	Tl_5	E_4	E_5	R	P
T_1	.												
T_2	.8805	.											
T_3	.8708	.9618	.										
T_4	.8591	.9122	.9043	.									
T_5	.8519	.8963	.8817	.9426	.								
Tl_2	.4763	.4416	.4453	.5586	.5942	.							
Tl_3	.6484	.6127	.5987	.7422	.7793	.6355	.						
Tl_4	.6649	.6459	.6426	.7657	.8013	.6100	.8209	.					
Tl_5	.5832	.5728	.5714	.6742	.7127	.5419	.6964	.7760	.				
E_4	.8098	.8771	.8596	.8830	.8763	.5309	.7010	.6951	.6148	.			
E_5	.7170	.7607	.7412	.8178	.8325	.5523	.7268	.7391	.6516	.9032	.		
R	.8091	.8807	.8610	.8697	.8969	.5097	.6691	.6799	.5988	.8455	.7657	.	
P	.6000	.6802	.6754	.6666	.6690	.3907	.5439	.5500	.4628	.6581	.5961	.6744	.

TABLEAU XXV

Facteurs centroïdes (f) obtenus à partir du tableau XXIV et facteurs après transformation orthogonale (**F** = f**Z**).

	f				**F** = f**Z**			
	fI	fII	fIII	fIV	FI	FII	FIII	FIV
T_2	.6116	—.6258	.2718	—.0138	.5828	—.6655	—.2392	.0...
T_3	.6899	—.6032	.0506	—.0906	.6635	—.5012	—.3939	.0635
T_4	.8734	—.2449	—.1183	.0513	.8613	—.1595	—.1941	.1855
T_5	.9314	—.0239	—.2040	.0537	.9292	.0594	—.1103	.1827
Tl_2	.8877	.2782	.0761	.0803	.8979	.1174	.2376	—.0341
Tl_3	.9192	.2047	.1096	.0645	.9263	.0427	.2027	—.0467
Tl_4	.8938	.3156	.0980	—.0507	.9071	.1591	.1937	—.1579
Tl_5	.9247	.2427	—.0127	.0009	.9345	.1587	.1203	—.0352
E_4	.7973	.2749	—.1913	—.0728	.8099	.3117	.0...	.0...
E_5	.8376	.1076	—.0576	.0234	.8413	.0811	.0309	.0403
R	.9462	.0418	—.0024	—.0111	.9472	.0...	.0...	.0...
Ae	.6598	.0322	—.0199	—.0524	.6612	.0225	—.0347	—.0250

$$Z = \begin{bmatrix} .998952 & -.037820 & -.017710 & .018726 \\ .044165 & .767214 & .589409 & -.249056 \\ -.002488 & -.607214 & .547129 & -.576139 \\ -.011745 & -.203084 & .594081 & .778257 \end{bmatrix}$$

L'analyse pouvant être poussée jusqu'à l'extraction d'un 4e facteur, il devient alors nécessaire, pour déterminer la transformation à appliquer à la matrice des facteurs centroïdes, de recourir à diverses hypothèses.

La méthode des vecteurs étendus de Thurstone appliquée successivement aux 4 axes centroïdes ne suggérant ni une interprétation particulière en facteurs orthogonaux, ni l'existence éventuelle d'une structure simple, j'ai utilisé une transformation orthogonale établie, *a priori*, à partir de quelques hypothèses simples.

La première hypothèse adoptée, et la plus vraisemblable, est l'indépendance de la dimension de référence R vis-à-vis de tous les facteurs, sauf le facteur général de taille FI.

Si l'un des facteurs en cause est assimilable au troisième facteur identifié chez les femelles normales, les saturations correspondant à ce facteur seront nulles pour T_2 et E_4.

Enfin, si l'on admet que l'élongation des pléopodes chez les femelles parasitées ne relève pas du même facteur que chez les femelles indemnes, il faudra que la saturation correspondant à ce facteur soit nulle pour E_1. Cette supposition assez hasardeuse est basée sur le fait que l'élongation normale des pléopodes est un peu plus tardive que les modifications des tergites : elle n'apparaîtrait pas sur les individus parasités et serait alors remplacée par une élongation partielle relevant du même processus physiologique que chez les mâles parasités. Cette interprétation supposée exacte, la situation factorielle correspondante risque, néanmoins, de ne pas être réalisée si certains individus sont suffisamment âgés (individus de plus d'un an ?) pour présenter un début d'élongation normale des pléopodes. En adoptant, malgré cette restriction, cette dernière hypothèse, on obtient au total 6 conditions (3 saturations nulles pour R, 2 pour E_4 et 1 pour T_2) permettant de définir une matrice de transformation orthogonale **Z** telle que **F** (R, E_4, T_2) étant, après transformation, la sous-matrice des facteurs correspondant à R, E_4 et T_2, on ait :

$$\mathbf{F}\ (R,\ E_4,\ T_2) = \begin{bmatrix} FI_{T_2} & FII_{T_2} & FIII_{T_2} & 0 \\ FI_{E_4} & FII_{E_4} & 0 & 0 \\ FI_R & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Cette matrice de transformation orthogonale peut être facilement calculée comme produit des rotations orthogonales des 6 couples d'axes centroïdes, réalisant une à une les 6 conditions précitées (tableau XXV).

Cette transformation appliquée à la matrice des facteurs centroïdes donne une nouvelle matrice de facteurs orthogonaux dont les saturations ont été portées sur deux graphiques (fig. 29 et 30).

Le graphique fig. 29 permet de comparer les saturations en facteurs II et III aux saturations en facteur II établies à partir d'un échantillon de femelles normales préovigères. Cette comparaison graphique permet l'identification probable du facteur III des femelles parasitées au facteur II des femelles normales.

Le graphique fig. 30 permet de comparer simultanément les saturations des facteurs III et IV aux saturations des facteurs II et III des femelles normales. Cette seconde comparaison graphique suggère fortement l'identité du facteur IV et du facteur III des femelles normales.

La valeur des comparaisons graphiques, en particulier la seconde,

est assez relative : les deux structures factorielles comparées n'ont pas le même nombre de dimensions, ce qui permet par « effet de perspective » d'effectuer des ajustements de configuration en partie arbitraires.

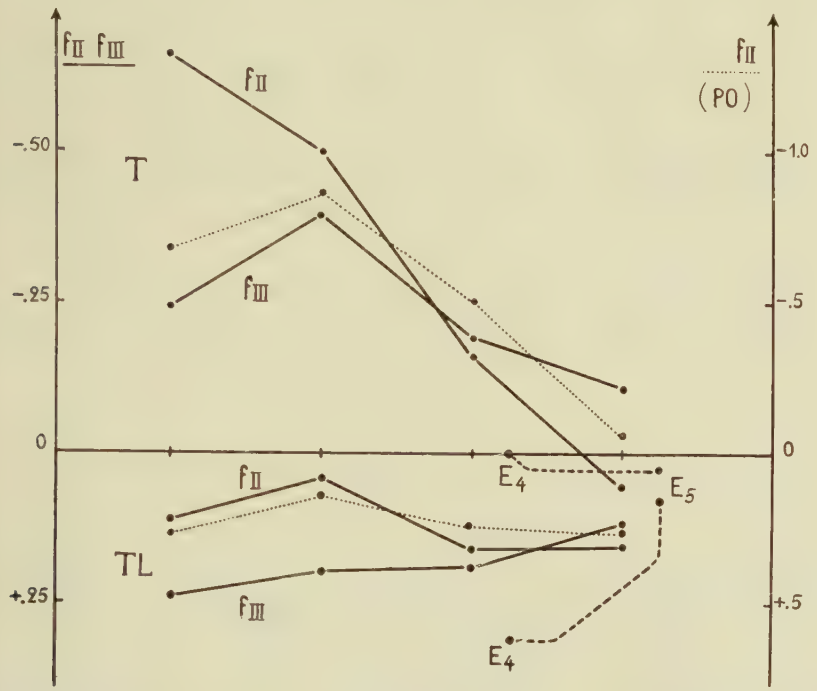

FIG. 29. — Saturations comparées en F II et F III chez les femelles parasitées et indemnes (préovigères)

Néanmoins, malgré ces réserves, l'identification approximative des facteurs I, III et IV des femelles parasitées aux facteurs I, II et III des femelles normales paraît très vraisemblable.

Il reste alors à interpréter le facteur II des femelles parasitées, chez lesquelles il contrôle, après le facteur général de taille, la majeure partie de la variation abdominale.

L'interprétation la plus simple et la plus probable est la même que celle proposée pour le facteur II mis en évidence chez les mâles parasités : ce facteur ne correspond à aucun facteur physiologique particulier, mais traduit l'existence d'équilibres morphologiques dus à une évolution spontanée de la morphologie abdominale vers un état neutre, après suppression totale ou partielle des facteurs féminisants ou masculinisants.

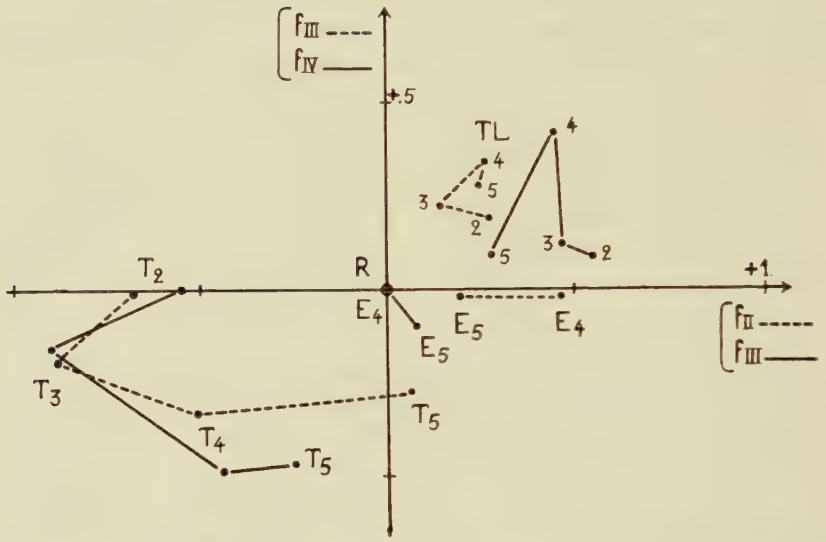

FIG. 30. — Comparaison graphique de la configuration factorielle F II-F III des femelles indemnes (préovigères) à la configuration F III-F IV des femelles parasitées.

Cette interprétation, presque évidente pour les mâles parasités, se heurte cependant, dans son application aux femelles parasitées, à diverses difficultés, et sera discutée dans un chapitre ultérieur.

Si l'on admet que l'état neutre est semblable ou même identique dans les deux sexes, on explique aisément que chez les femelles parasitées, la saturation en F II soit largement plus élevée pour T_2 que pour T_3, alors que ces deux saturations sont sensiblement égales chez les mâles parasités. En effet, T_3 étant chez les femelles fortement et précocement diminué par les processus de féminisation normale, donc plus proche de l'état neutre que T_2, la variance disponible pour un phénomène de « rattrapage d'état neutre » sera plus faible que pour T_2. Ce fait constitue un argument important pour identifier le facteur II des femelles parasitées au facteur II des mâles parasités.

Dans l'évolution morphologique conduisant à la morphologie neutre, le processus initial de féminisation normale et le processus de neutralisation morphologique parasitaire seraient donc complémentaires et partiellement substituables l'un à l'autre, sans interaction sensible de leurs effets.

Une telle interprétation suppose que chez les femelles parasitées, une féminisation morphologique normale a eu le temps de s'amorcer

avant d'être interrompue par l'action du parasite. Cette féminisation normale est certainement faible, mais sa variance est élevée, ce qui permet de l'identifier dans l'analyse factorielle. On doit, par ailleurs, s'attendre, dans ces conditions, à voir la structure factorielle varier assez largement selon la population considérée. En particulier, l'importance relative des facteurs II et III doit dépendre de la taille et de l'âge moyens des individus. Dans le cas de populations comportant une forte proportion d'individus de grande taille, certaines des hypothèses adoptées ici, en particulier celles concernant la variance des pléopodes, cessent probablement d'être valables.

γ) *Féminisation morphologique des femelles parasitées.* — En utilisant le coefficient de féminisation morphologique normale ($\widehat{\text{F II}}$) défini lors de l'étude des femelles ovigères (chapitre VII) on peut comparer,

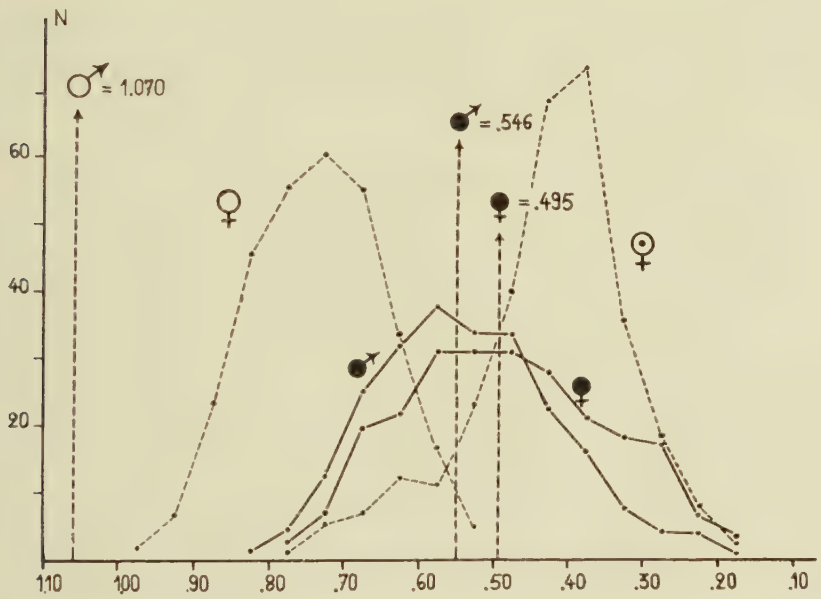

FIG. 31. — Comparaison de deux échantillons de femelles indemnes préovigères et ovigères, et d'échantillons homologues ($\overline{R}$ et σ_R identiques) de mâles indemnes, de mâles parasités et de femelles parasitées, à l'aide du coefficient de féminisation morphologique (voir chapitre VII et fig. 9).

de façon approximative le degré de féminisation atteint par les femelles parasitées à celui atteint par les femelles indemnes. Les polygones de fréquence de $\widehat{\text{F II}}$, superposés dans le diagramme ci-dessus (fig. 31),

montrent qu'il n'y a pas véritablement hyperféminisation chez les femelles parasitées.

Néanmoins on peut constater que les femelles parasitées sont aussi féminisées que les femelles ovigères, et largement plus féminisées que les femelles préovigères. On constate de même que le degré de féminisation des mâles parasités, calculé à l'aide de la même relation, est à peine inférieur à celui des femelles parasitées.

CHAPITRE XII

ACTION DES PARASITES CHEZ *DIOGENES PUGILATOR* (ROUX)

A) LES CRUSTACÉS PARASITÉS DE *Diogenes pugilator*. GÉNÉRALITÉS.

On trouve sur *Diogenes pugilator* les 3 types principaux de Crustacés parasites des Pagures : un Rhizocéphale Peltogastride *Septosaccus cuenoti* Duboscq 1911 et deux Épicarides, le Bopyrien *Urocryptella* (= *Pseudione*) *diogeni* (Popov), 1929 et le Phryxien *Parathelges racovitzai* Codreanu, 1940.

Seul le parasitisme par le Rhizocéphale est assez fréquent pour qu'il soit possible d'en faire une étude biométrique précise. Néanmoins, je résumerai brièvement les quelques données actuelles concernant la systématique, la répartition géographique, la fréquence et l'action sur leur hôte, des deux Épicarides.

Les deux Épicarides vivant sur *Diogenes pugilator* sont, comme beaucoup d'Épicarides, des parasites rares. *Urocryptella diogeni* a d'abord été trouvé en Mer Noire où son association avec le Rhizocéphale *Septosaccus cuenoti* a été étudié par POPOV (1929), puis par BULKUROV (1938). Il a été retrouvé à Marseille (CODREANU) ainsi que dans la Manche (PIKE, 1953, BOURDON, 1960). J'ai pu récemment constater sa présence, d'une part dans le sud de la Corse (baie de Santa-Manza) et, d'autre part, à Arcachon. Dans cette dernière station, d'où proviennent les *Diogenes* parasités étudiés dans ce travail, sa fréquence paraît particulièrement faible (3 individus sur environ 13 500 pagures examinés). Ces trois individus portés par des mâles de petite taille n'étaient pas, semble-t-il, associés à un *Septosaccus*.

Contrairement à la plupart des Bopyriens, qui entraînent chez leur hôte des modifications plus ou moins importantes des caractères sexuels

externes (Ch. Pérez, 1935 ; Veillet, 1945 ; Baffoni, 1949 ; Reinhardt, 1956), *Urocryptella diogeni* semble laisser son hôte, morphologiquement et physiologiquement, indemne. Cette constatation faite par Codreanu (1959) concorde avec mes quelques rares observations personnelles sur ce Bopyrien ; néanmoins, une étude statistique analogue à celle effectuée dans ce travail sur les individus parasités par le *Septosaccus* pourrait seule permettre de se faire une opinion précise.

Le Phryxien *Parathelges racovitzai*, parasite abdominal, a été également trouvé en Mer Noire où il est signalé pour la première fois par Grebnitzki (1874) à Sébastopol, puis par Sovinski (1898) dans le Bosphore. Ces deux auteurs l'identifiaient d'ailleurs à *Phryxus paguri* Rathke, 1843. Popov (1929) remarque le premier que cette espèce diffère indubitablement de *Phryxus paguri*, et Codreanu (1940) la rapporte au genre *Parathelges*, genre connu surtout des régions indo-pacifiques. J'ai retrouvé cet Épicaride, d'une part à Marseille et, d'autre part à Arcachon où il est extrêmement rare (un seul individu sur 13 500 pagures examinés). Cette dernière trouvaille est à rapprocher des récentes trouvailles d'*Urocryptella diogeni* dans la Manche et l'Atlantique, et correspond peut-être à une extension récente de l'aire de répartition de ces deux Épicarides : en effet, les travaux anciens sur *Diogenes pugilator* des côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche, ainsi que les nombreuses publications de Ch. Pérez sur ce Pagure ne contiennent aucune observation relative à la présence de ces Épicarides. *Parathelges racovitzai*, d'après les données de Codreanu (1959), est inféodé aux individus mâles et, quand il ne coexiste pas avec un *Septosaccus*, ne paraît entraîner aucune modification morphologique évidente de son hôte. Ici encore, seule une étude biométrique permettrait de se prononcer de façon définitive.

Ces deux Épicarides sont, sinon identiques, du moins très proches des deux Épicarides parasites de *Clibanarius erythropus* dont ils ne constituent peut-être que des « races ou espèces physiologiques » distinctes, bien que morphologiquement identiques ou presque. Néanmoins, chez *Diogenes pugilator*, la fréquence de chacun des deux Épicarides, selon le sexe de l'hôte et la présence éventuelle d'un *Septosaccus*, diffère assez nettement de ce que l'on observe chez *Clibanarius erythropus* (J. Altès, 1962) : les deux parasites de *Diogenes pugilator* se trouvent exclusivement sur les individus mâles et, de plus, *Urocryptella diogeni* est très généralement associé au *Septosaccus*.

Le parasite le plus commun de *Diogenes pugilator* est le Peltogastride *Septosaccus cuenoti* Duboscq, 1911. Découvert sur les côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche, il a été étudié, tant au point de vue physiologique qu'anatomique, par de nombreux auteurs (Duboscq, 1911 ; Cuénot, 1927 ; Ch. Pérez, 1928, 1931, 1935 ; Baudouin, 1931 ; Van Baal, 1937). Il est très commun également en Mer Noire où il avait été mentionné et étudié sous le nom de *Peltogaster paguri* (Sowinski, 1898 ; Zernov, 1913 ; Cekanovskaïa, 1928) ou de *Peltogaster diogeni* Popov, 1929 (Popov, 1929 ; Borcea, 1934 ; Bulgurkov, 1938 ; Antipa, 1941 ; Valkanov, 1957). Il semble beaucoup plus rare dans la Méditerranée où les trouvailles actuelles se limitent à trois régions : Durazzo (Codreanu, 1960), Marseille (Codreanu, 1960), golfe de Figari dans le sud de la Corse et région d'Olbia dans le nord de la Sardaigne où je l'ai retrouvé récemment. On peut remarquer que *Diogenes pugilator* lui-même, bien que répandu sur toutes les côtes méditerranéennes, présente peu de stations où il soit réellement abondant ou, plus exactement, facile à recueillir en quantité appréciable ; il n'est pas impossible que *Septosaccus cuenoti* puisse également se retrouver dans toute la Méditerranée.

L'anatomie de *Septosaccus cuenoti* a été bien étudiée, en particulier par Ch. Pérez (1931, 1932) auquel on doit de nombreux détails concernant l'anatomie et la topographie du système radiculaire. Chez ce Peltogastride, l'anatomie du système radiculaire est particulièrement remarquable : l'axe radiculaire épais et irrégulier porte des arborescences très touffues dont les rameaux sont couverts de villosités ; l'ensemble, de couleur verdâtre, est gonflé d'un liquide cavitaire plus ou moins rougeâtre. La disposition du système radiculaire est assez constante et la sortie du sac viscéral se fait, comme chez la plupart des Peltogastrides, au-dessous et très légèrement en arrière de la cavité coxale du pléopode 3. Les racines antérieures sont relativement plus grêles et moins nombreuses que les racines postérieures ; quelques-unes se prolongent et se ramifient plus ou moins irrégulièrement sous la carapace jusqu'à la base des antennes, pédoncules oculaires et antennules dans lesquels elles peuvent éventuellement s'engager. D'assez nombreuses anomalies peuvent être observées ; dans l'échantillon qui a fait l'objet de l'étude biométrique ci-après, j'ai observé environ 8 $^{o}_{o}$ d'insertions anormales du sac viscéral : insertion à droite, insertion au niveau des tergites abdominaux 4 ou 5, insertion dorsale entre les ter-

gites 3 et 4 ou au milieu du tergite 3. Dans l'ensemble, les anomalies d'insertion du sac viscéral paraissent moins nombreuses et moins variées que celles observées chez *Clibanarius erythropus* parasité par *Septosaccus rodriguezi*, en particulier aucune insertion thoracique n'a été observée.

Septosaccus cuenoti Duboscq, 1911 est considéré par Boschma, puis par Caspers (1951) comme synonyme de *Septosaccus rodriguezi* (Fraisse), 1877. Codreanu s'élève contre cette assimilation hâtive en faisant remarquer que dans les stations méditerranéennes ou atlantiques à *Septosaccus cuenoti*, les *Clibanarius erythropus* des faciès rocheux voisins sont indemnes. Des observations récentes sur *Septosaccus rodriguezi* en Sardaigne et en Corse (J. Altès, 1962) diminuent peut-être la valeur de cet argument en mettant en évidence l'irrégularité et les discontinuités de la distribution géographique de ce parasite : des stations où *Septosaccus rodriguezi* est abondant peuvent être très voisines de stations où il est rare ou absent. Même si l'on admet l'identité spécifique proposée par Boschma, il n'est pas impossible que le nombre de stations où sont réalisées les conditions d'ordre génétique ou écologique nécessaires à l'infestation simultanée et abondante de *Diogenes pugilator* et de *Clibanarius erythropus*, soit très faible. La présence simultanée d'un *Septosaccus* sur *Diogenes pugilator* et *Clibanarius erythropus* a été constatée par Carayon (1945) à Arcachon. J'ai retrouvé un cas analogue dans le sud de la Corse (golfe de Figari) et dans le nord de la Sardaigne (région d'Olbia). Mais alors qu'à Arcachon, c'est *Diogenes pugilator* qui est abondamment parasité, *Clibanarius erythropus* ne l'étant qu'exceptionnellement (0,03 %), la situation est inversée dans les stations cyrnéo-sardes : *Clibanarius erythropus* est parasité dans une proportion de 10 à 50 %, alors que *Diogenes pugilator* l'est beaucoup plus rarement (1 %). Pour les *Septosaccus* d'Arcachon, Carayon émet l'hypothèse, très vraisemblable, d'un développement accidentel et extrêmement rare du parasite sur un hôte inhabituel ; pour les *Septosaccus* de Corse et de Sardaigne, cette interprétation semble peu valable.

On peut répéter, à propos de *Septosaccus cuenoti* et *S. rodriguezi*, l'hypothèse émise précédemment à propos des Épicarides : ces deux Rhizocéphales représentent deux « races ou espèces physiologiques » distinctes, bien qu'encore morphologiquement identiques ou presque, inféodées à deux hôtes différents dont l'un est l'hôte primitif et l'autre, l'hôte adopté secondairement. On peut remarquer que la quasi-identité de chacun des parasites de *Diogenes pugilator* avec le parasite corres-

pondant de *Clibanarius erythropus* ne correspond pas à des affinités systématiques étroites entre les deux espèces de Pagures : les genres *Diogenes* et *Clibanarius*, bien qu'appartenant tous deux à la famille des Diogénidés (Forest, 1958), sont assez différents l'un de l'autre pour être considérés comme appartenant à deux sous-familles distinctes.

Dans sa zone de répartition géographique actuellement connue, *Septosaccus rodriguezi* est plus ou moins abondamment parasité par le Liriopside hyperparasite *Cryptoniscus paguri* Fraisse. Il serait intéressant, pour préciser l'éventuelle identité spécifique des deux *Septosaccus*, de rechercher dans les populations de Corse, de Sardaigne et aussi des Baléares, si *Diogenes pugilator* est susceptible de porter le même hyperparasite. On sait par ailleurs que, sur les côtes de la Manche et de l'Atlantique, *Septosaccus cuenoti* peut être parasité, assez rarement il est vrai, par *Liriopsis pygmaea* Rathke (Ch. Pérez, 1929).

B) Action de *Septosaccus cuenoti* sur *Diogenes pugilator*.

Comme dans le chapitre précédent concernant l'action de *Septosaccus rodriguezi* sur *Clibanarius erythropus*, j'envisagerai successivement, parmi les diverses modifications morphologiques dues au parasite, celles dues à l'action directe du Rhizocéphale sur l'organisme de son hôte (action tératologique généralement irrégulière et localisée) et celles dues à une perturbation généralisée des mécanismes hormonaux contrôlant la différenciation sexuelle de l'hôte (phénomènes dits de « féminisation parasitaire », de « castration parasitaire » ou plus exactement de « neutralisation parasitaire »).

a) *Action tératologique.*

L'action tératologique de *Septosaccus cuenoti* sur son hôte est relativement faible et, pour autant qu'il soit possible de l'évaluer correctement, son intensité ne semble dépendre ni du sexe ni de la taille de l'individu parasité. Comme chez la plupart des Pagures parasités par des Peltogastrides, cette action tératologique se localise au niveau des pléopodes 2 et 3, mais n'atteint pas de façon apparente les pléopodes 4 et 5, du moins dans les cas d'insertion normale du sac viscéral du Rhizocéphale.

L'action tératologique du *Septosaccus rodriguezi* a été décrite et discutée dans le chapitre précédent sur le parasitisme chez *Clibanarius erythropus* ; les phénomènes observés chez *Diogenes pugilator* offrent beaucoup moins d'intérêt et sont généralement très discrets ou même nuls chez beaucoup d'individus. Dans la plupart des cas, on observe une simple diminution de longueur de rames des pléopodes. On note, également, quelques rares cas de disparition totale de l'appendice (en général le pléopode 3) et quelques cas de déformation du basipodite, mais aucun cas d'homoeose, d'anomalie de la segmentation ou de bifurcation des exo- et endopodites n'a été observé sur les 830 individus de l'échantillon étudié ci-après et provenant de la côte atlantique (Arcachon).

Les modifications observées sur les pléopodes des *Diogenes pugilator* de l'Atlantique semblent moins importantes, en général, que celles observées par divers auteurs dans les populations méditerranéennes de ce Pagure (Codreanu, 1941 ; Cekaňovskaja, 1928). Cekanovskaja, en particulier, étudiant à Odessa la castration parasitaire de *Diogenes pugilator* par un « *Peltogaster* » qui est, de toute évidence, *Septosaccus cuenoti*, remarquait des modifications plus ou moins marquées des pléopodes et estimant qu'elles correspondaient à des stades différents de la castration parasitaire, classait les mâles parasités en quatre groupes :

1° 14 % d'individus sans modifications apparentes ;

2° 50 % montrant une réduction des pléopodes 2 et 3 ; le pléopode 3 étant généralement réduit à un petit tubercule. Les pléopodes 4 et 5 sont considérés comme plus grands que la normale ;

3° 1,9 % montrant une réduction des pléopodes 2 et 3 sans modification des autres ;

4° 10,1 % présentant deux ou trois pléopodes de type femelle avec un endopodite bien développé.

La dernière catégorie (individus à pléopodes biramés) groupe des anomalies vraisemblablement sans rapport avec la présence du parasite. L'interprétation de Cekanovskaja qui y voit un phénomène de féminisation parasitaire ne saurait être prise en considération sans établir auparavant le pourcentage de la même anomalie chez les mâles indemnes. Codreanu étudiant les *Diogenes pugilator* de la côte roumaine

trouve (1941) que 4,21 % des individus parasités (n = 95) et 4,5 % des individus indemnes (n = 490) sont porteurs de 1, 2, 3 ou même 4 pléopodes biramés. Il n'y a donc pas, à ce point de vue, de différence significative entre mâles parasités et mâles indemnes. L'étude d'une population de la côte atlantique (région d'Arcachon) confirme ce point de vue : les proportions observées sont respectivement de 2,78 % pour les individus parasités (n = 432) et 3 % pour les individus indemnes (n = 500) ; dans ce second cas la différence est également non significative.

Les trois autres catégories établies par Cekanovskaja concernent uniquement l'intensité des déformations et régressions tératologiques des pléopodes, ce qui ne représente en définitive qu'un aspect secondaire de l'action du parasite. Cette action tératologique semble néanmoins présenter avec les phénomènes de « neutralisation morphologique », étudiés plus loin, une corrélation faible mais significative.

Sur les exemplaires d'Arcachon, j'ai pu observer deux cas de déformation tératologique du tergite 3, correspondant à une insertion dorsale du Rhizocéphale. Dans ces deux cas, ce tergite est plus court et plus large relativement que les autres tergites ; la pilosité montre une grande réduction due, peut-être, à une action mécanique du sac viscéral du *Septosaccus*. L'interprétation de ces faits observés sur un nombre trop faible d'individus est incertaine (action masculinisante locale du *Septosaccus* ?). Je mentionnerai ici également une anomalie rare du tergite 5 observée trois fois, d'une part sur deux mâles, l'un parasité, l'autre indemne, d'Arcachon et d'autre part sur une femelle indemne de Banyuls : il s'agit d'un allongement anormal du tergite 5 qui devient alors analogue au tergite 4 des femelles normales.

Cette anomalie correspond à l'acquisition par le cinquième segment abdominal d'une morphologie femelle absente normalement aussi bien chez le mâle que chez la femelle. Cette anomalie, comparable par sa nature et sa localisation à la présence occasionnelle d'un pléopode biramé sur le même segment, relève de la même interprétation et est indépendante de la présence d'un *Septosaccus*.

En dehors des structures abdominales, peu de modifications tératologiques sont à signaler : l'une d'entre elles concerne les antennules dont le fouet principal présente assez souvent des anomalies de la segmentation et diverses déformations. Le pourcentage de ces anomalies, portant souvent sur une seule antennule, est assez malaisé à évaluer,

ces appendices présentant, même chez les individus indemnes, d'assez fortes variations du nombre d'articles.

Pour l'ensemble des individus parasités examinés, j'ai trouvé environ 5 % d'individus dont le fouet principal d'une ou des deux antennules présentait une segmentation indiscutablement anormale et environ 15 % d'individus chez lesquels ces appendices pouvaient être considérés comme présentant un nombre anormalement faible de segments. Le fouet secondaire ou inférieur de l'antennule présente, contrairement à ce que l'on observe chez *Clibanarius*, un nombre fixe de quatre segments avec quelques rares anomalies généralement unilatérales (3, 5 ou 6 segments), apparemment sans rapport avec la présence d'un *Septosaccus*.

D'autre part, deux cas de déformation des pièces buccales ont été relevés chez des individus parasités, déformations dont la relation avec la présence du *Septosaccus* est d'ailleurs incertaine.

Le mécanisme de ces déformations n'est pas élucidé : les hypothèses précédemment émises, à propos des phénomènes tératologiques observés chez *Clibanarius erythropus* parasité par *Septosaccus rodriguezi*, semblent également valables ici.

b) *Phénomènes de castration parasitaire. Généralités.*

Les phénomènes de castration parasitaire chez *Diogenes pugilator* sont relativement peu apparents, du moins chez les mâles que Ch. Pérez considère même comme morphologiquement non modifiés (Ch. Pérez, 1932). Ce même auteur paraît, de même, n'avoir remarqué aucune modification chez les femelles ; mais des travaux plus récents sur les *Diogenes* de la Mer Noire (Codreanu, 1941, 1959) ont mis en évidence des modifications des pléopodes chez les femelles parasitées. A propos de ce phénomène de « neutralisation parasitaire » des pléopodes femelles, que je n'ai pas retrouvé dans les populations atlantiques de *Diogenes pugilator*, il semble qu'il faille considérer les *Diogenes* de la Méditerranée comme spécifiquement distincts de ceux de l'Atlantique. J'envisagerai ici, successivement, les phénomènes de castration parasitaire chez les mâles, puis chez les femelles.

α) *Castration parasitaire chez les mâles.* — La plupart des auteurs ayant étudié l'action des Peltogastrides sur les Pagures se sont attachés à

rechercher essentiellement les modifications « féminisantes » des pléopodes des mâles parasités. De nombreux cas de « féminisation » des pléopodes ont été ainsi décrits (Giard, 1886 ; Potts, 1906 ; Shiino, 1931 ; Nillsson-Cantell, 1926 ; Baffoni, 1947, 1949 ; Bennati-Mouchet, 1934, etc.). Il semble utile de remarquer que la quasi-totalité des cas décrits se rapportent à des Pagures de la famille des Paguridés : chez ces Pagures, les pléopodes des femelles sont d'un type morphologique bien caractéristique et relativement constant, représentant, semble-t-il, l'état neutre de ces appendices, génétiquement commun aux mâles et aux femelles. Les pléopodes normaux des mâles présentent, selon les espèces, divers stades de régression en nombre et en dimensions ; cette régression étant contrôlée en grande partie ou même entièrement par un facteur masculinisant.

Chez *Diogenes*, au contraire, la morphologie particulière des pléopodes mâles paraît génétiquement déterminée ; de plus, elle est neutre vis-à-vis du facteur masculinisant et n'est donc pas modifiée par la présence d'un Rhizocéphale. Le seul caractère mâle à contrôle hormonal, observé sur ces pléopodes, est la forme des soies : normalement plumeuses, elles deviennent, chez les mâles parasités, capillaires ou barbelées comme les soies des femelles adultes (Ch. Pérez, 1932). Ces modifications n'affectent d'ailleurs que les soies des pléopodes 2, 3 et 4, le dernier pléopode portant dans les deux sexes des soies plumeuses. La proportion de soies de type femelle (ou probablement neutre) chez les individus mâles parasités est très variable et parfois pratiquement nulle. Bien qu'une estimation numérique en soit pratiquement impossible, ce dernier caractère est de façon évidente en corrélation avec les modifications des tergites abdominaux étudiés plus loin : il s'agit donc bien d'un phénomène de castration parasitaire.

Un variant sexuel important de *Diogenes pugilator* est le chélipède gauche. La croissance relative de ce chélipède est beaucoup plus importante chez le mâle que chez la femelle et, de plus, sa forme générale est différente dans les deux sexes. Chez la femelle, en particulier, le carpopodite de ce chélipède présente une apophyse carpienne (Codreanu, 1959) très caractéristique, qui existe également chez les mâles juvéniles, mais disparaît ensuite chez ces derniers. Chez les mâles parasités, on observe, dans les populations atlantiques du moins, tous les degrés entre une apophyse carpienne complètement développée et l'absence complète de cette formation (en particulier chez les plus grands mâles

parasités). Codreanu, au contraire, étudiant des populations de la Mer Noire, observe cette apophyse chez tous les mâles parasités, ce qui tient en partie probablement à la faible taille des *Diogenes* étudiés par cet auteur.

β) *Castration parasitaire chez les femelles.* — Les modifications morphologiques des Pagures femelles sous l'action des Rhizocéphales n'ont jusqu'à présent donné lieu qu'à un petit nombre d'observations. La plupart des auteurs ayant étudié des Paguridés n'ont observé, pour les raisons exposées ci-dessus, aucune modification sensible des pléopodes (sauf éventuellement des modifications tératologiques).

Chez *Diogenes*, des données précises concernant la régression des pléopodes des femelles parasitées, ont été apportées par Codreanu (1941, 1959). Cet auteur, étudiant des *Diogenes* de la Mer Noire, a observé chez les femelles parasitées la persistance de l'état uniramé des pléopodes, état qu'il considère comme représentant la forme neutre de ces appendices. Des pléopodes biramés apparaissent cependant dans une minorité de cas (10 %, 11,83 % ou 34,60 % selon les stations) considérés comme correspondant à une infestation post-pubérale. Ces résultats conduisent à considérer l'endopodite des pléopodes comme un variant sexuel femelle dont le développement est parallèle à celui des soies capillaires et serratiformes qui, précisément, manquent (?) ou sont rares chez les femelles parasitées.

Ces conclusions incontestables sont en contradiction formelle avec les observations faites sur les *Diogenes* de l'Atlantique. Chez ces derniers, les endopodites apparaissent bien avant la puberté (probablement dès le premier stade post-larvaire) et ne régressent jamais chez les individus parasités. L'état biramé des pléopodes peut donc être considéré chez les femelles comme un caractère sexuel primaire. L'état neutre hypothétique dont dérive la morphologie définitive du pléopode chez la femelle adulte, serait également biramé.

Ces observations contradictoires obligent à poser la question suivante : les *Diogenes* de la Méditerranée et ceux de l'Atlantique peuvent-ils être considérés comme constituant une seule espèce ou, au contraire, sont-ils spécifiquement distincts ? On peut admettre l'existence de deux races (ou espèces) caractérisées par diverses particularités morphologiques minimes des antennes et des chélipèdes et, par le fait, assez remarquable, suivant : un même détail morphologique, l'endopodite

des pléopodes 2, 3, 4, est dans la race méditerranéenne un variant sexuel à déterminisme hormonal, alors qu'il constitue un caractère sexuel primaire stable dans la race atlantique.

C) Étude biométrique des structures abdominales chez *Diogenes pugilator* parasité par *Septosaccus cuenoti*.

a) *Généralités. Origine et composition des échantillons étudiés.*

Les *Diogenes pugilator* étudiés ici proviennent de la plage des Abbatilles près d'Arcachon. L'ensemble des récoltes, faites à la main à marée basse pendant le mois de juillet 1962, a permis de rassembler environ 13 500 individus dont 8 200 mâles et 5 300 femelles. Le nombre total d'individus parasités (porteurs d'un *Septosaccus* externe) était de 831 dont 432 mâles et 399 femelles, soit respectivement 5,27 % de mâles et 7,53 % de femelles parasités. Fait assez remarquable, la presque totalité des femelles — à une vingtaine d'exceptions près — étaient ovigères. La composition de cet échantillon ne doit pas être considérée comme représentant de façon fidèle la composition réelle de la population locale de *Diogenes*. L'échantillonnage d'une telle population se heurte à des difficultés pratiquement insurmontables, provenant essentiellement de ce que les diverses catégories d'individus vivent à des niveaux plus ou moins différents : en particulier, les femelles juvéniles et préovigères se tiennent au niveau le plus inférieur et ne sont obtenues pratiquement qu'en dragage. Néanmoins, à en juger par leur constance d'une récolte à l'autre, les sous-populations de femelles ovigères et d'individus parasités des deux sexes peuvent être considérées comme convenablement échantillonnées (la même remarque a été faite précédemment pour les populations de *Clibanarius erythropus*).

La proportion d'individus parasités paraît faible par rapport à celle indiquée par Cuénot en 1927 (43 %). Mais on a constaté depuis longtemps que les populations de Rhizocéphales peuvent subir des variations considérables d'une année à une autre (Ch. Pérez, 1928, 1929, 1931).

b) *Étude biométrique des mâles parasités.*

α) *Structure de l'échantillon et classification des individus parasités.* — L'examen, même très sommaire, des mensurations abdominales des mâles parasités, fait apparaître l'extrême variabilité des phénomènes

de « féminisation » morphologique chez *Diogenes pugilator*. Dans l'ensemble, l'action de *Septosaccus cuenoti* sur *Diogenes* est moins marquée et surtout moins constante que l'action de *Septosaccus rodriguezi* sur *Clibanarius*.

L'échantillon étudié est nettement hétérogène, ce que fait nettement apparaître le polygone de fréquence des tailles (fig. 36) ou même le simple examen des individus.

On remarque une majorité d'individus de taille moyenne ou grande, peu différents d'aspects des individus indemnes et une minorité d'individus de taille relativement faible à aspect général nettement féminin. J'ai essayé de classer ces divers individus en groupes plus homogènes. Me basant sur les résultats obtenus chez *Clibanarius erythropus*, j'ai renoncé à utiliser pour cela le degré de régression des orifices génitaux mâles. Chez *Diogenes*, ces orifices sont plus petits que chez *Clibanarius*, et leur disposition assez particulière ne permet pas une appréciation facile de leur éventuelle régression ou disparition : leur disparition totale (dans les populations atlantiques, du moins) est d'ailleurs bien moins fréquente que chez *Clibanarius*.

J'ai écarté également une classification d'après l'aspect des pléopodes, telle que celle donnée par Cekanovskaja (1928), laquelle, basée sur des modifications tératologiques, est sans intérêt et partiellement erronée.

La façon la plus simple de classer cet ensemble hétérogène est de s'appuyer sur le degré de régression de l'appareil génital et, en particulier, des canaux déférents et des spermatophores qu'ils contiennent. Je me suis rapporté pour cela au travail d'ensemble de S. Mouchet (1931) dans lequel cet auteur analyse avec beaucoup de détails la structure et la formation des spermatophores chez divers Décapodes et, en particulier, chez *Diogenes pugilator* normal et parasité. Chez *Diogenes pugilator*, les deux testicules en position dorsale sont réunis en une seule masse par leurs extrémités proximales. La présence d'un *Septosaccus* entraîne une diminution de volume et souvent la séparation des deux masses testiculaires ; ce détail n'est pas toujours très évident et n'a pas été utilisé. Par contre, les canaux déférents et les spermatophores qu'ils contiennent sont facilement identifiables. Les spermatophores sont longuement pédonculés ; le pédicule et son embase glutineuse sont de couleur brun rouge et se distinguent facilement, même à travers le tégument du Pagure (chez les individus conservés dans l'eau formolée).

Les *Diogenes* mâles parasités ont donc été répartis en trois groupes :

1) Individus à spermatophores normaux ou apparemment tels ;

2) Individus à spermatophores anormaux, parfois très réduits et avec de nombreuses anomalies morphologiques, mais chez lesquels les substances colorées constituant les pédicules et leurs embases sont encore visibles ;

3) Individus à canaux déférents réduits ou presque totalement régressés ne contenant pas de spermatophores identifiables (cette régression des canaux déférents s'accompagne d'une disparition plus ou moins totale des orifices génitaux).

La distinction entre les individus des deux premiers groupes est parfois assez arbitraire. Par contre, les individus du troisième groupe paraissent bien constituer une sous-population distincte.

Il est possible, bien que non rigoureusement prouvé, que les individus considérés appartiennent à deux générations différentes : les individus du troisième groupe auraient moins d'un an, alors que les individus des deux premiers groupes, moins modifiés, seraient dans leur seconde année.

TABLEAU XXVI

Dimensions comparées des principales structures abdominales dans quatre sous-populations de *Diogenes pugilator* (Arcachon ; 1962). M et σ en millimètres.

	Femelles ovigères		Femelles parasitées		Mâles parasités A		Mâles parasités B		Mâles parasités C	
	M	σ	M	σ	M	σ		σ		σ
T_1	1,121	0,130	1,208	0,122	1,833	0,214	1,503	0,227	1,224	0,203
T_2	1,984	0,206	2,079	0,181	3,749	0,465	2,891	0,481	2,257	0,405
T_3	1,822	0,191	1,896	0,177	3,406	0,458	2,542	0,447	2,020	0,369
T_4	2,227	0,283	2,454	0,218	3,441	0,366	2,956	0,411	2,420	0,423
T_5	2,318	0,316	2,487	0,239	2,870	0,294	2,529	0,344	2,166	0,341
Tl_2	0,851	0,142	0,979	0,106	0,714	0,076	0,760	0,123	0,768	0,123
Tl_3	1,263	0,214	1,404	0,185	1,220	0,125	1,235	0,182	1,124	0,187
Tl_4	1,050	0,191	1,174	0,150	0,937	0,100	0,966	0,152	0,887	0,188
Tl_5	0,636	0,101	0,666	0,079	0,670	0,075	0,622	0,084	0,562	0,093
E_4	3,872	0,618	3,905	0,581	3,725	0,430	3,233	0,527	2,746	0,422
E_5	2,623	0,434	2,913	0,320	3,249	0,351	2,916	0,457	2,480	0,405
R	2,616	0,308	2,891	0,200	3,297	0,300	2,972	0,332	2,599	0,351
P	3,490	0,4167	3,661	0,293	5,032	0,886	4,128	0,601	3,463	0,465

Le tableau ci-dessous (tableau XXVI) donne les caractéristiques statistiques principales de ces trois groupes. La figure 32 permet de comparer les trois polygones de fréquence.

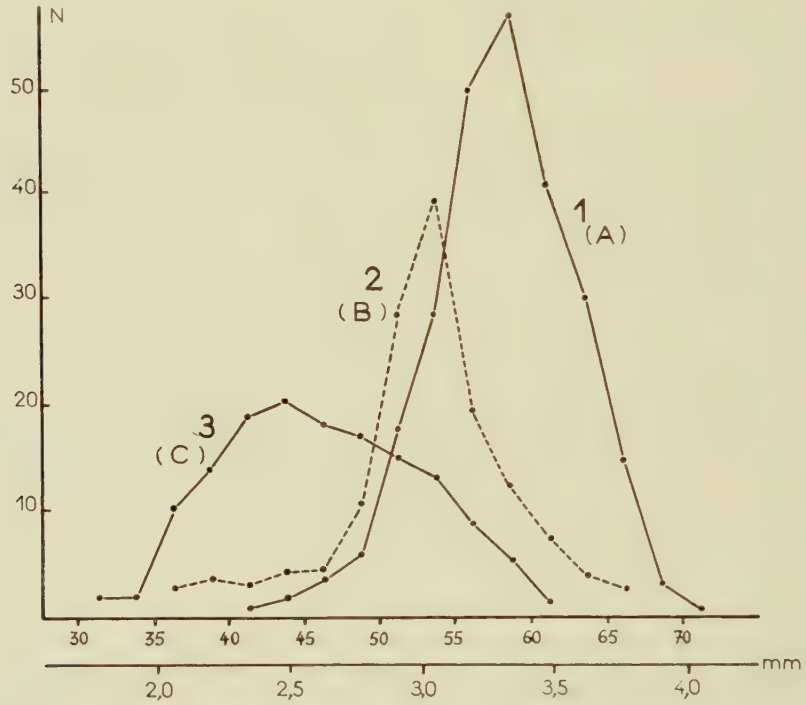

FIG. 32. — *Diogenes pugilator*. Taille des individus parasités ; polygones de fréquence des 3 catégories (A, B et C) de mâles parasités (Arcachon, juillet 1962).

β) *Analyse factorielle des structures abdominales : résultats et interprétation.* — L'étude statistique des équilibres morphologiques intervenant entre les diverses structures abdominales a été faite à partir d'une sélection de mensurations identiques à celles utilisées précédemment chez les *Diogenes* femelles. Les deux pléopodes antérieurs ont été mesurés, mais n'ont pas été utilisés dans l'analyse factorielle. Les pléopodes 4 et 5, représentés par leurs exopodites respectifs, ont été utilisés tous les deux alternativement selon le procédé empirique exposé précédemment.

Les mesures prises sur les tergites et les appendices ont été définies de la même façon que pour les autres échantillons, précédemment étudiés, de *Diogenes* mâles ou femelles (voir fig. 3). En plus des mensura-

tions abdominales, j'ai introduit dans l'analyse factorielle une mesure prise sur le carpopodite du chélipède gauche et considérée comme représentative de la dimension globale de cet appendice.

Les trois sous-populations de mâles parasités, distinguées selon les critères exposés précédemment, ont été étudiées séparément après une « épuration » soigneuse des échantillons : ont été éliminés, en particulier, tous les cas d'insertion anormale du *Septosaccus* et quelques individus porteurs d'anomalies morphologiques diverses (pléopode 5 biramé, pléopodes postérieurs bilatéraux, tergite 5 anormal).

TABLEAU XXVIII

Facteurs centroïdes (f) obtenus à partir du tableau XXVII et facteurs après transformation orthogonale (**F** = f**Z**).

	f		F.	fZ
	fI	fII	FI	FII
T_1	.8716	-.1957	.8929	—.0250
T_2	.9181	-.3603	.9702	—.1776
T_3	.9060	-.3515	.9565	—.1714
T_4	.9575	-.1007	.9591	.0847
T_5	.9720	-.0280	.9593	.1589
Tl_2	.6138	.2971	.5454	.4092
Tl_3	.8173	.3689	.7314	.5187
Tl_4	.8407	.3799	.7523	.5340
Tl_5	.7403	.3159	.6660	.4519
E_4	.9047	-.1372	.9142	.0388
E_5	.8551	.0726	.8254	.2352
R	.8986	—.1755	.9156	.0...
P	.6971	—.0855	.7006	.0497

$$Z = \begin{bmatrix} .981454 & .191693 \\ -.191693 & .981454 \end{bmatrix}$$

Les tables d'intercorrélations (tableau XXVII) correspondant à ces trois sous-populations ont été analysées, comme les précédentes, selon la méthode de factoriation centroïde de Thurstone. L'analyse factorielle met en évidence, dans les trois cas, deux facteurs dominants et un troisième peu important. L'examen des tableaux de corrélations résiduelles, après extraction des deux premiers facteurs, permet aisément de constater que ce troisième facteur est essentiellement dû à un notable excédent positif de corrélation entre les pléopodes 4 et 5. Cette variation concomitante des deux derniers pléopodes excède largement celle que l'on observe normalement chez les mâles indemnes,

et peut être attribuée à une faible action tératologique du *Septosaccus* sur la partie postérieure de l'abdomen. Ce phénomène est peu ou même n'est pas sensible chez *Clibanarius erythropus*, et l'on peut en déduire que l'action tératologique de *Septosaccus cuenoti*, bien moins importante que celle de *Septosaccus rodriguezi* est, par contre, plus diffuse et s'étend beaucoup plus largement vers l'avant et vers l'arrière du corps de son hôte.

De même que dans les analyses factorielles effectuées sur *Clibanarius erythropus*, E_4 et E_5 ont été introduits simultanément dans le tableau d'intercorrélations $r_{E_4E_5}$ étant alors remplacé, de la même façon, par une estimation plus faible.

On aboutit ainsi pour les trois tableaux à une analyse en 2 facteurs centroïdes seulement, permettant une reconstitution très satisfaisante des corrélations expérimentales (tableaux XXVII et XXVIII).

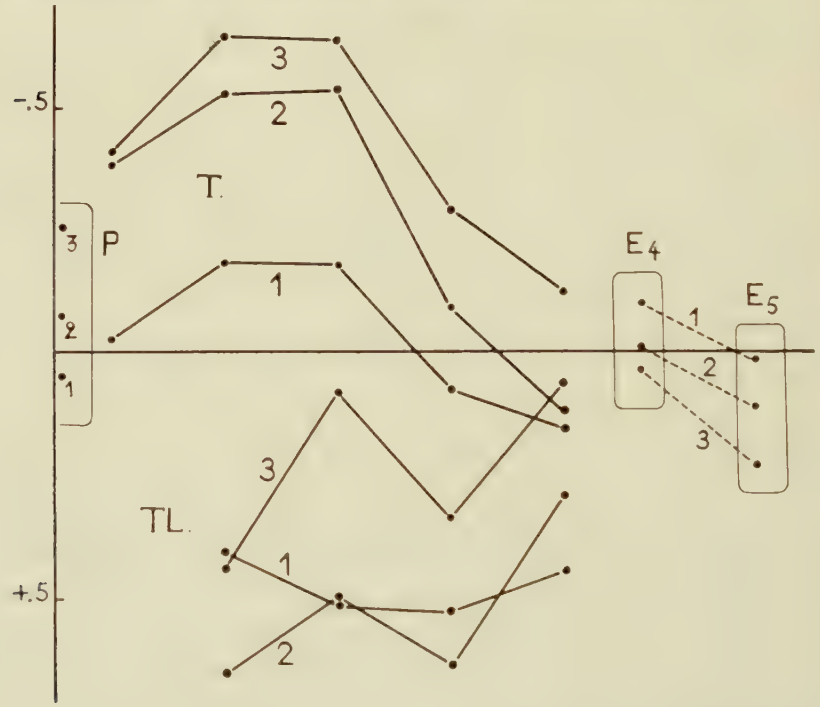

FIG. 33. — Saturations comparées en F II chez les mâles parasités des catégories A (1), B (2) et C (3).

Les saturations des deux facteurs centroïdes ainsi obtenus ont fait l'objet d'une transformation orthogonale, établie à partir de l'hypo-

thèse admise dans les analyses précédentes : $FII_R = 0$. Les saturations ainsi obtenues pour le facteur général et pour le facteur de « neutralisation » supposé orthogonal au précédent, sont groupées dans le diagramme de la figure 33. Comme dans le cas de *Clibanarius erythropus*, j'ai essayé de préciser cette comparaison entre les trois sous-populations, en supposant les trois échantillons ramenés à un même écart-type de la dimension de référence R, et en éliminant la variance intrinsèque des mensurations utilisées, c'est-à-dire en attribuant à chaque vecteur-test une longueur égale à l'unité, sans modifier le rapport de ses projections sur les axes des facteurs I et II.

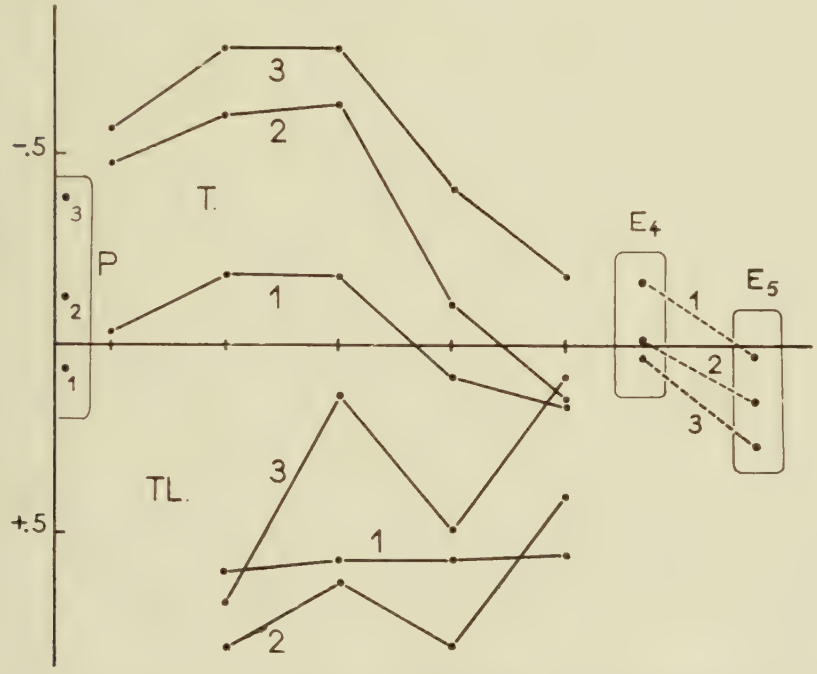

FIG. 34. — Saturations comparées en F II chez les mâles parasités (après normalisation des vecteurs-test et correction de l'effet de sélection sur R).

Les nouvelles saturations ainsi obtenues pour le facteur général et pour le facteur de neutralisation n'apportent que peu de renseignements nouveaux, sinon en « régularisant » quelque peu les saturations obtenues pour le second facteur dans la variance des Tl_i (longueur des tergites) de la sous-population A (fig. 34).

Dans l'ensemble, les résultats fournis par l'analyse factorielle con-

firment que la classification des mâles parasités, selon le degré de régression des spermatophores, n'est pas arbitraire, contrairement à la classification selon le degré de régression des orifices génitaux mâles adoptée précédemment dans l'étude de *Clibanarius erythropus*. Les trois catégories d'individus ainsi distinguées correspondent bien à trois stades différents de l'action du parasite et sont caractérisées par des équilibres morphologiques voisins mais cependant distincts. Il est juste cependant de remarquer que les individus des trois sous-populations étudiées sont de tailles moyennes assez différentes et que la taille des individus intervient très probablement dans les équilibres morphologiques mis en évidence. Pour éliminer cette dernière objection, il serait nécessaire de sélectionner, à partir de ces sous-populations, trois échantillons pour lesquels la moyenne et, si possible, la variance de la taille seraient les mêmes. L'effectif relativement modeste des échantillons dont j'ai disposé ne m'a pas permis d'effectuer ce contrôle.

L'examen des diagrammes (fig. 33 et fig. 34) permet de constater que le caractère morphologique le plus précocement modifié est la longueur des tergites 2, 3, 4 et 5, laquelle augmente rapidement chez les mâles du groupe A (spermatophores normaux) alors que les dimensions transversales sont encore peu modifiées. Des saturations importantes du facteur II, liées à une forte diminution des dimensions transversales des tergites, n'apparaissent que dans le groupe B. Dans le groupe C, par contre, on observe une diminution importante du facteur II dans la variance longitudinale des tergites (Tl_3 et Tl_5 surtout).

Ce fait peut s'interpréter comme un phénomène de saturation, dans le sens ordinaire du terme, la longueur des tergites approchant d'un maximum, fonction uniquement de la taille des individus. On peut supposer également qu'il apparaît une interaction entre la variation longitudinale et la variation transversale. Cette dernière, devenue dominante, tend à entraîner une variation longitudinale accessoire de même sens. L'analyse factorielle fait apparaître un troisième facteur peu important et non homologue du facteur F III des femelles ovigères.

Tous ces faits relèvent de l'interprétation proposée précédemment pour les phénomènes de « féminisation » ou de « neutralisation » parasitaire observés chez *Clibanarius erythropus* : régression d'un état mâle « saturé » vers un état neutre plus ou moins voisin de l'état femelle avec démasquage des équilibres morphologiques de masculinisation.

Un certain nombre de particularités sont néanmoins à noter chez

Diogenes. La variance du pléopode 4 et sa place dans les équilibres morphologiques abdominaux sont difficiles à préciser ; les saturations données par l'analyse factorielle pour le facteur II sont faibles ou nulles dans les trois sous-populations considérées. Une légère régression tératologique de cet appendice paraissant démontrée, on peut penser que ce phénomène est en moyenne compensé par une évolution vers l'état neutre, évolution supposée entraîner comme d'habitude une augmentation des dimensions des pléopodes. L'analyse factorielle suggère une légère diminution de taille de cet appendice chez les mâles les moins modifiés (groupe A) ; pour les groupes B et C, les saturations correspondantes du facteur II ne sont probablement pas significativement différentes de zéro.

Ces données, quelque peu contradictoires, représentent tout ce dont on dispose ici pour choisir entre les deux hypothèses suivantes :

1) Structure uniramée et dimensions sont des caractères sexuels primaires génétiquement déterminés et stables (caractères « neutres ») ;

2) La structure uniramée est un caractère sexuel primaire stable, mais les dimensions représentent un caractère sexuel secondaire à contrôle hormonal dont les variations éventuelles sont liées à celles des autres structures abdominales.

La première hypothèse est la plus probable, à condition toutefois d'admettre, pour rendre compte de façon plus précise des résultats de l'analyse factorielle, les deux hypothèses supplémentaires suivantes :

1) La réduction tératologique des pléopodes est en corrélation faible, mais significativement positive avec le facteur II. Cette relation a été sommairement vérifiée chez *Clibanarius erythropus* et pour les *Diogenes* mâles du groupe A, et paraît indubitablement établie ;

2) L'importance de la variation tératologique du pléopode 4 diminue quand on passe de la sous-population A aux sous-populations B et C. Cette diminution pourrait être imputée à des modifications de la topographie du système radiculaire du *Septosaccus* qui tend à se concentrer davantage dans la partie antérieure de l'abdomen chez les individus de faible taille (ce que confirme la dissection d'individus des groupes B et C).

Cette seconde hypothèse est plus difficile à vérifier. Une régression tératologique concomitante des pléopodes 2 et 3 est évidente (sur

simple examen des mensurations) ; l'extension de ce phénomène aux pléopodes 4 et 5 est pratiquement prouvée par la valeur systématiquement excédentaire des corrélations $r_{E_4E_5}$ observées. En considérant pour les trois sous-populations la différence entre la corrélation $r_{E_4E_5}$ expérimentale et la valeur estimée utilisée dans l'analyse, on pourrait, dans une certaine mesure, vérifier cette hypothèse. On constate effectivement que cette différence est plus importante pour la sous-population A que pour les sous-populations B et C, ce qui paraît confirmer l'hypothèse. Néanmoins, une telle vérification est sans doute illusoire, si l'on tient compte des faibles effectifs utilisés et du caractère assez arbitraire sinon « irrégulier » de la correction apportée aux tables d'intercorrélations initiales, à savoir le remplacement d'une corrélation expérimentale beaucoup trop élevée, par une corrélation estimée.

En définitive, on peut estimer que le pléopode 4 et très probablement les deux pléopodes qui le précédent ne participent pas de façon directe et significative aux équilibres morphologiques abdominaux chez les mâles parasités et sont des structures neutres.

La même discussion pourrait être étendue au pléopode 5, mais ici, inversement, les saturations obtenues pour le facteur II deviennent nettement positives quand on passe du groupe A aux groupes B et C. Avec le même degré de vraisemblance que précédemment, on peut admettre que, chez les mâles parasités, le pléopode 5 participe effectivement, quoique de façon assez discrète, aux équilibres morphologiques abdominaux. Ce résultat peut paraître assez paradoxal, le pléopode 5 ayant été considéré par tous les auteurs comme une formation neutre, identique chez le mâle et la femelle. En réalité, cet argument n'est pas valable puisque j'ai montré précédemment que chez *Diogenes* et *Clibanarius* le pléopode 5 peut, chez les femelles, participer de façon notable aux équilibres morphologiques abdominaux.

γ) *Comparaison des mâles parasités et indemnes. Coefficient de neutralisation morphologique.* — L'analyse factorielle des structures abdominales des mâles parasités permet donc de mettre en évidence des équilibres morphologiques qui sont, en réalité, les équilibres auxquels donne lieu le phénomène de masculinisation avant d'arriver à saturation. Ces équilibres sont simples et s'accordent bien avec les théories actuellement admises pour la différenciation sexuelle morphologique mâle ; les résultats apportés par l'analyse factorielle me semble constituer un

argument important en faveur de la théorie d'une différenciation morphologique mâle contrôlée par une unique hormone masculinisante et indépendante du fonctionnement et de l'évolution de la gonade. La simplicité même des équilibres morphologiques mis en évidence permet une estimation relativement aisée, pour chacun des individus parasités, d'un coefficient de neutralisation morphologique supposé correspondre au facteur II de l'analyse factorielle. Ce facteur peut être estimé à partir de la table d'intercorrélations et des valeurs fournies par l'analyse factorielle : j'ai utilisé une telle estimation dans le chapitre précédent, pour essayer de comparer des échantillons de *Clibanarius* mâles parasités. Dans le cas présent, le problème est un peu plus complexe, car les trois sous-populations de *Diogenes* mâles parasités présentent des équilibres morphologiques nettement différents et l'estimation du facteur II par régression, à partir des trois tables d'intercorrélations, conduit à trois séries différentes de coefficients de régression. Il faut tenir compte également du fait que le facteur II, donné par l'analyse factorielle, ne représente que la composante orthogonale au facteur I d'un facteur théorique de « neutralisation réelle » en corrélation, non déterminable, mais certainement négative avec le facteur I (facteur taille ou général). En définitive, la comparaison des trois sous-populations A, B et C entre elles, au point de vue taux de neutralisation morphologique des individus, ne semble pas possible à l'aide des techniques simples d'estimation des facteurs, faute de pouvoir préciser la corrélation (ou obliquité) entre ces facteurs. Une comparaison des taux de neutralisation, à l'aide d'une série unique de coefficients de régression, ne serait valable que si la taille moyenne des individus était la même dans les trois sous-populations A, B et C (ce qui apporterait la preuve pratique d'une orthogonalité du facteur taille et du facteur de neutralisation).

Par contre, il est relativement aisé de comparer graphiquement chaque sous-population de mâles parasités à une population de mâles indemnes. Cette comparaison peut se faire en calculant, pour la population parasitée, deux séries de coefficients de régression permettant l'estimation des facteurs I et II. Ces facteurs sont calculés à l'aide des deux mêmes équations d'estimation, pour les individus parasités, d'une part, et pour les individus indemnes, d'autre part, et les valeurs obtenues sont portées sur un diagramme commun avec F I en abscisse et F II en ordonnée (fig. 35). Les deux nuages de points ainsi obtenus présentent

une dispersion importante pour les individus parasités et beaucoup plus faible pour les individus indemnes. Si pour les individus parasités, abscisse et ordonnée des points représentatifs représentent respectivement l'estimation du facteur I et celle du facteur II, il n'en est pas de même pour les individus indemnes. Chez ces derniers, les valeurs obtenues à l'aide des équations d'estimation ne représentent plus que des combinaisons linéaires quelconques en étroite corrélation l'une et l'autre avec la taille des individus. La dispersion des points représentatifs des individus indemnes relève de diverses causes : variations morphologiques coordonnées ou variations intrinsèques des mesures utilisées. Plusieurs de ces causes de dispersion se retrouvent d'ailleurs chez les individus parasités et contribuent à diminuer l'exactitude des estimations de F I et de F II.

L'intérêt d'un tel diagramme est de permettre une comparaison globale d'une population parasitée avec une population indemne : en particulier, il peut y avoir ou non recouvrement partiel des deux nuages de dispersion indiquant l'existence, parmi les individus parasités, d'individus morphologiquement non modifiés. La comparaison entre la sous-population C et un échantillon d'individus indemnes montre, par l'absence de tout recouvrement, que ces deux catégories d'individus sont, au point de vue morphologique, rigoureusement distinctes.

Il n'en est pas de même pour les individus de la sous-population A (individus à spermatophores normaux) : dans ce cas, il y a recouvrement partiel et l'on doit admettre qu'une partie des individus parasités ne diffère pas morphologiquement des individus indemnes (fig. 35). Le nombre d'individus parasités mais morphologiquement non modifiés est cependant faible. L'existence de diverses causes de variation indépendantes du facteur II, dans les mesures utilisées pour ces estimations, ne permet pas de constater l'existence éventuelle d'un « hiatus morphologique » entre individus modifiés et individus non modifiés, et, par là même, rend impossible une estimation précise du nombre de ces derniers. On peut cependant estimer, grossièrement, que dans la sous-population A, leur proportion est inférieure à 10 % (soit moins de 5 % du total des mâles parasités). Ces estimations contrastent remarquablement avec les estimations intuitives de Ch. Pérez qui estimait que la plupart des *Diogenes* mâles parasités étaient morphologiquement non modifiés. La figure 35 permet, en outre, de constater que, parmi les individus considérés comme indemnes (non porteurs d'un *Septosaccus*

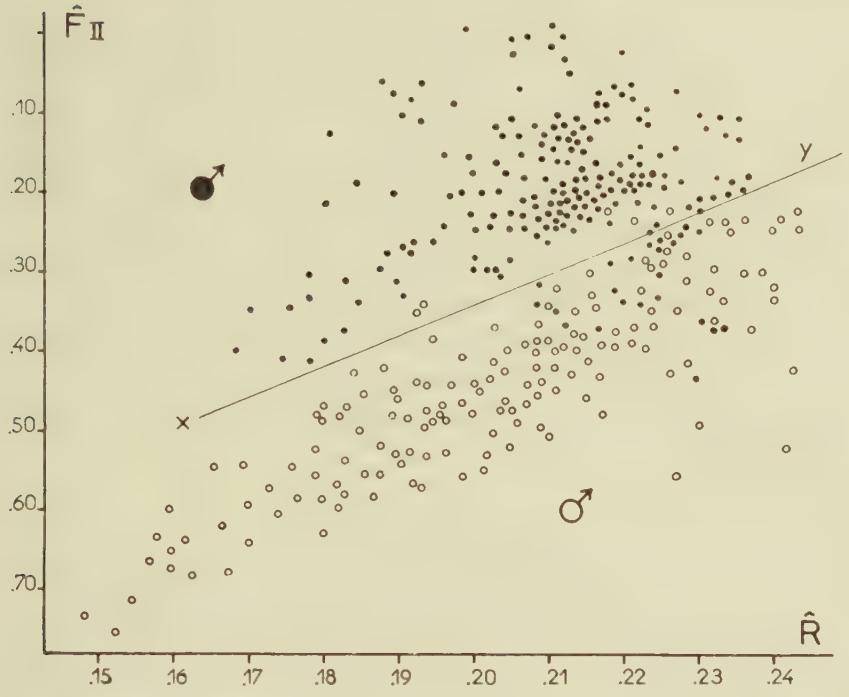

FIG. 35. — Distinction des mâles indemnes et des mâles parasités. XY : ligne de « moindre densité » (ajustée à vue) séparant les individus indemnes des individus « morphologiquement parasités ».

En abscisse :

$\widehat{F\,I} \,\#\, \widehat{R} =$ − .007559 T_1 + .401125 T_2 + .185305 T_3 + .117679 T_4 − .236627 T_5 + .018747 Tl_2 + .066363 Tl_3 + .016905 Tl_4 + .008450 Tl_5

En ordonnée :

$\widehat{F\,II}$ − .020039 T_1 − .877764 T_2 − .404343 T_3 + .123495 T_4 + .278741 T_5 + .074913 Tl_2 + .341506 Tl_3 + .571094 Tl_4 + .170563 Tl_5

externe), il ne s'en trouve pas que l'on puisse considérer avec quelque certitude comme « morphologiquement parasités ». Cette remarque assez inattendue montre que dans l'échantillon total utilisé, il n'y a pas d'individus parasités à *Septosaccus* interne, ou bien que les modifications morphologiques parasitaires n'apparaissent que lors de la mue accompagnant ou précédant la sortie du sac viscéral externe du *Septosaccus*. Cette dernière hypothèse est très peu vraisemblable, et, dans le cas de *Clibanarius erythropus*, est formellement démentie par de nombreuses observations. On doit donc admettre que le comportement des *Diogenes* mâles parasités et leurs migrations locales sont étroitement parallèles au comportement et aux migrations des femelles : les individus

porteurs d'un parasite interne vivent, comme les femelles juvéniles ou préovigères, à un niveau relativement bas et non découvert par les marées, donc ne figurent pas dans les récoltes à marée basse. Lors de la sortie du sac viscéral du parasite, ces individus accompagnent les femelles ovigères dans leur migration vers des niveaux plus élevés. Ces particularités du comportement des *Diogenes* parasités peuvent être, sans doute, généralisées à tous les Pagures et même à tous les Décapodes parasités par des Rhizocéphales. Un certain nombre d'auteurs ont, en effet, noté des analogies écologiques entre les femelles et les mâles parasités : Veillet (1945) sur *Carcinus maenas* Pennant parasité par *Sacculina carcini* Thompson, Miyashita (1941) sur *Eriocheir japonicus* parasité, non par un Rhizocéphale, mais par un Entoniscien *Entionella fluviatilis* Miyashita.

c) *Étude biométrique des femelles parasitées.*

α) *Structure de l'échantillon étudié. Age et taille des individus.* — L'échantillon étudié ici a été extrait de la même population de *Diogenes* que l'échantillon de mâles parasités étudié ci-dessus. Cet échantillon comprenait initialement 399 individus, soit 7,53 % de la population totale de femelles récoltées. Les femelles indemnes étaient, comme il a été remarqué précédemment, toutes ovigères à de rares exceptions près.

Si l'on compare le polygone de fréquence des tailles de la sous-population de femelles parasitées à celui des femelles ovigères, on peut faire un certain nombre de remarques concernant la forme générale de la distribution de fréquence et la taille moyenne des individus.

Le fait le plus marquant est la régularité de cette distribution de fréquence, surtout si on la compare aux distributions de fréquence des femelles ovigères et des mâles parasités. Les femelles parasitées constituent une sous-population homogène, dont la distribution de fréquence des tailles n'est pas significativement différente d'une distribution normale.

Le second fait remarquable est la taille relativement importante des femelles parasitées ; leur taille moyenne dépasse largement celles des femelles ovigères et tend à se rapprocher de celle des mâles parasités (fig. 36).

Ces deux constatations conduisent à poser les deux questions suivantes :

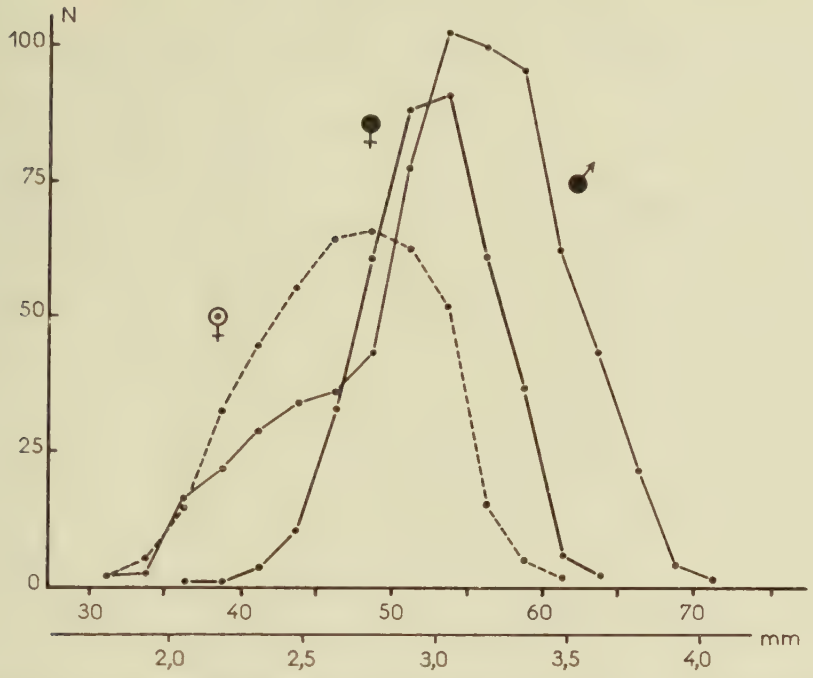

FIG. 36. — *Diogenes pugilator*. Taille des individus parasités : polygones de fréquence des mâles parasités, des femelles parasitées et des femelles indemnes ovigères (Arcachon, juillet 1962).

1) La présence du parasite a-t-elle une influence (positive ou négative) sur la croissance de leur hôte ?

L'opinion des auteurs concernant l'action des Rhizocéphales sur la croissance de leur hôte diffère selon les espèces étudiées : si l'action inhibitrice du parasite est hors de doute dans le cas des Sacculines, qui empêchent leur hôte de muer lorsqu'elles sont devenues externes, il n'en est pas de même pour les Peltogastrides des Pagures ou les Lernaeodiscides des Galathéides. L'opinion courante, basée sur un petit nombre d'observations précises, est que la croissance est ralentie, soit par diminution du taux de croissance à chaque mue, soit par espacement des mues sans modification du taux de croissance, ce qui semble ressortir des travaux de VEILLET (1945) ou de BRINKMAN (1936) sur les Galathéides ; cependant, rien n'indique que la taille maxima que peuvent atteindre les individus parasités soit diminuée.

2) Les populations reproductrices (ou parasitées) de *Diogenes* sont-elles composées d'individus appartenant à une seule ou à deux générations successives ?

Il semble plus facile de donner une réponse à cette seconde question. La population de *Diogenes* étudiée paraît effectivement composée d'individus appartenant à deux générations successives. Les distributions de fréquence des mâles parasités ou indemnes paraissent nettement bimodales. La distribution de fréquence des femelles ovigères est plus difficile à interpréter. Bien qu'unimodale, elle diffère de façon significative d'une distribution normale par sa forte asymétrie (l'utilisation d'une échelle logarithmique à la place de l'échelle métrique utilisée dans la fig. 36 accentue notablement cette asymétrie). Une telle distribution asymétrique peut être interprétée comme résultant de la superposition de deux distributions de fréquence élémentaires, l'une correspondant aux individus de moins d'un an et l'autre aux individus de plus d'un an ; ces derniers plus grands et peu nombreux, se reproduisent probablement pour la seconde fois. La différence de taille entre ces deux catégories de femelles est, dans cette hypothèse, assez faible : les individus de seconde année sont probablement des individus « retardataires » n'ayant pas atteint l'année précédente leur taille normale et n'ayant participé que tardivement à la reproduction ou même n'y ayant pas participé. Une autre interprétation, plus simple, a été exposée dans un chapitre précédent à propos des populations de *Clibanarius* du Cap Corse : les diverses sous-populations correspondent aux pontes successives de l'année précédente et ont été affectées, au cours de leur développement, de taux d'élimination différents.

La comparaison des polygones de fréquence (fig. 36) suggère fortement que les individus parasités correspondent à la fraction la plus âgée de la population de femelles reproductrices.

La sous-population de mâles parasités paraît, de façon plus certaine, grouper des individus appartenant à deux générations successives, avec prédominance des individus de seconde année. Ces considérations ne reposent, toutefois, que sur la simple comparaison visuelle de polygones de fréquence et n'offrent pas un très haut degré de certitude. Il n'est pas exclus non plus que l'asymétrie des distributions de fréquence relève au moins en partie des modalités de l'échantillonnage.

Il serait nécessaire, pour vérifier les hypothèses ci-dessus, de prélever des échantillons tout au long d'une année et de pouvoir disposer d'un moyen d'échantillonnage correct de toutes les catégories d'individus, en particulier des jeunes femelles et des individus porteurs d'un *Septosaccus* interne. Cette dernière condition semble la plus difficile à réaliser.

TABLEAU XXIX

Diogenes pugilator (♀ parasitées ; Arcachon ; 1962). Tableau d'intercorrélations.

	T_1	T_2	T_3	T_4	T_5	T_6	Tl_2	Tl_4	Tl_5	E_4	E_5	R	P
T_1	.												
T_2	.7040	.											
T_3	.6539	.8764	.										
T_4	.6871	.8288	.7988	.									
T_5	.5734	.7863	.7406	.8001	.								
Tl_2	.4459	.5782	.4940	.6224	.7309	.							
Tl_3	.4600	.6475	.5910	.6838	.8251	.7402	.						
Tl_4	.3516	.5589	.5067	.6014	.7786	.7222	.8200	.					
Tl_5	.4102	.6009	.5622	.6295	.7464	.6443	.7279	.7269	.				
E_4	.3109	.4846	.4368	.5302	.6707	.6204	.7047	.7233	.6184	.			
E_5	.4809	.6299	.5682	.6669	.7716	.6842	.7562	.7260	.6673	.7603	.		
R	.6310	.7695	.6884	.8040	.8690	.7550	.8094	.7509	.7172	.6498	.7810	.	
P	.5550	.6954	.6589	.6770	.6813	.5469	.5969	.5338	.5462	.4686	.5799	.6954	.

L'échantillon de femelles parasitées, considéré comme homogène, n'a donc pas été subdivisé. Néanmoins, comme dans le cas des échantillons de mâles, un certain nombre d'individus considérés comme anormaux et susceptibles d'introduire des facteurs supplémentaires dans l'analyse factorielle, ont été éliminés : 12 individus présentant un pléopode 5 biramé, 2 individus à pléopodes bilatéraux (un sur le 5 et un sur le 4), 28 individus à insertion anormale du *Septosaccus*, 8 individus présentant des anomalies irrégulières des pléopodes 2 et 3 telles que la disparition totale d'un des pléopodes et même de la cavité coxale correspondante, et un individu présentant une importante anomalie du tergite abdominal 5.

β) *Analyse factorielle des structures abdominales : résultats et interprétation.* — Pour établir la table d'intercorrélations analysée ici, j'ai utilisé les mêmes mensurations que pour l'étude des *Diogenes* mâles parasités. Les mesures d'appendices ont été réduites à deux, la longueur de l'exopodite 4 et celle de l'exopodite 5. Pour les raisons exposées précédemment, et de la même façon, j'ai procédé à une correction du coefficient de corrélation $r_{E_4E_5}$, bien que la complexité de la structure factorielle mise en évidence ici rende l'estimation de ce coefficient beaucoup plus arbitraire que dans le cas précédent.

Comme pour l'étude des femelles parasitées de *Clibanarius erythropus*, l'analyse factorielle a été poussée jusqu'à l'obtention de quatre facteurs communs (tableaux XXIX et XXX).

Les facteurs centroïdes directement donnés par l'analyse ne se prêtent à aucune interprétation immédiate. En se bornant à l'examen des trois premiers facteurs, on constate que la structure factorielle ainsi obtenue ne présente aucune similitude avec celle mise en évidence chez les *Diogenes* femelles ovigères de la même station : elle ne peut également être assimilée à celle des femelles ovigères et préovigères des stations méditerranéennes précédemment étudiées.

Si l'on prend en considération plus de trois facteurs, il est nécessaire, pour déterminer la nature de la transformation à appliquer à la matrice des facteurs centroïdes, de recourir à un certain nombre d'hypothèses appuyées sur des résultats précédemment obtenus.

J'ai admis que les équilibres morphologiques en cause pouvaient être considérés comme dérivant des équilibres normalement observés chez les femelles ovigères. L'étude des femelles parasitées d'Arcachon

ayant été effectuée avant celle des femelles ovigères de cette station, ce sont les structures factorielles mises en évidence dans l'étude des populations méditerranéennes de *Diogenes* (femelles ovigères de Banyuls et pré-ovigères de Santa-Manza) qui ont servi ici de structure de référence.

TABLEAU XXX

Facteurs centroïdes (f) obtenus à partir du tableau XXIX et facteurs après transformation orthogonale (**F** = f**Z**).

	f.				**F.** = f**Z**			
	fI	fII	fIII	fIV	FI	FII	FIII	FIV
T_1	.6544	.4124	—.2279	.0598	.6664	—.3745	-.2248	.1376
T_2	.8577	.3875	.0785	.0452	.8076	—.1678	-.4606	.0...
T_3	.8018	—.4458	.2251	—.0452	.7258	—.1507	-.5767	—.1108
T_4	.8657	—.2487	—.0397	—.0178	.8463	—.1349	—.2807	—.0040
T_5	.9333	.0459	.0405	—.1027	.9123	.1296	-.1487	—.1193
Tl_2	.7831	.2308	—.1147	.0646	.7929	.2081	.0666	.0857
Tl_3	.8700	.2604	.0317	.0342	.8518	.3168	-.0300	.0074
Tl_4	.8190	.3976	.1262	.0707	.7860	.4814	-.0128	.0073
Tl_5	.7814	.1896	.0835	—.0443	.7570	.2646	—.0767	—.0811
E_4	.7063	.3248	.0833	.0449	.6832	.3828	.0...	.0...
E_5	.8178	.1690	—.0621	—.0239	.8195	.1734	.0047	—.0137
R	.9302	.0346	—.1884	—.0564	.9514	.0...	.0...	.0...
P	.7394	.1583	—.0360	—.0236	.7257	—.0759	—.2027	-.0121

$$\mathbf{Z} = \begin{bmatrix} .977730 & .100059 & .184293 & —.008289 \\ .036347 & .783609 & —.619548 & —.028179 \\ —.198012 & .571095 & .725659 & —.328722 \\ —.059283 & .223146 & .235822 & .943970 \end{bmatrix}$$

La quasi-identité des équilibres morphologiques chez les femelles de *Clibanarius erythropus* et celles de *Diogenes pugilator* de la Méditerranée, m'a conduit à utiliser, pour établir une matrice de transformation, les hypothèses précédemment admises dans l'étude des femelles parasitées de *Clibanarius*. La matrice de transformation orthogonale est telle, que la sous-matrice de facteurs centroïdes correspondant à R, T_2 et E_4, soit, après transformation, de la forme :

$$\mathbf{F}\ (R,\ E_4,\ T_2) = \begin{bmatrix} FI_{T_2} & FII_{T_2} & FIII_{T_2} & 0 \\ FI_{E_4} & FII_{E_4} & 0 & 0 \\ FI_R & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Le calcul effectué par rotations successives des 6 couples de facteurs possibles, aboutit en 6 étapes successives à une matrice orthogonale qui répond aux conditions énoncées ci-dessus (voir tableau XXX).

Cette transformation appliquée à la matrice des facteurs centroïdes donne une nouvelle matrice de facteurs orthogonaux dont les saturations ont été portées sur deux graphiques (fig. 37 et fig. 38). Le premier

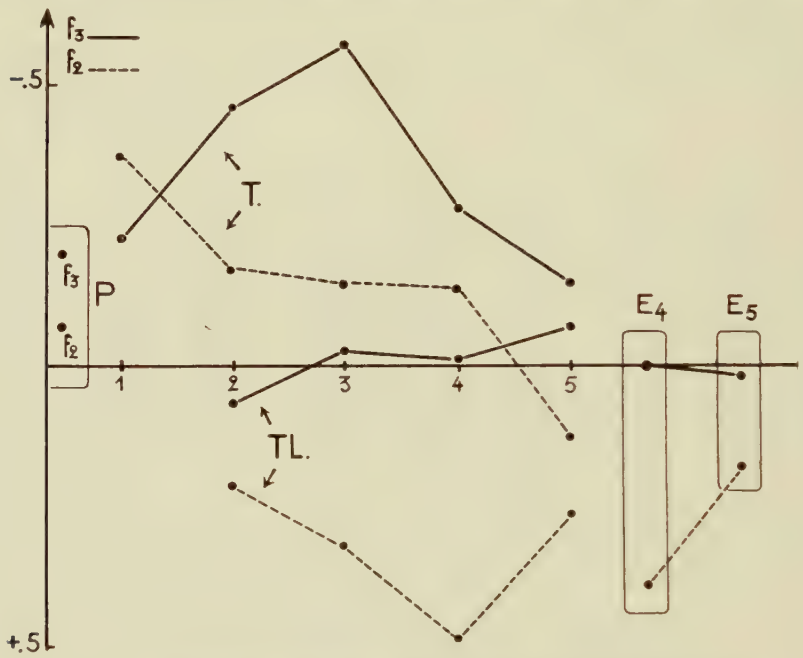

FIG. 37. — Saturations comparées en F II et F III chez les femelles parasitées.

graphique (fig. 37) permet de comparer les saturations des facteurs II et III interprétés comme représentant respectivement les coefficients de l'équilibre morphologique de la différenciation sexuelle normale et l'équilibre dit de « rattrapage de l'état neutre ».

L'identification de ces deux types d'équilibres reste assez douteuse. Les saturations ainsi assignées au facteur de différenciation sexuelle normale ne correspondent que d'assez loin à celles établies, lors de l'étude des femelles ovigères ou préovigères méditerranéennes, et diffèrent encore plus de celles fournies par l'étude des femelles ovigères d'Arcachon. On peut néanmoins supposer que ces saturations sont proportionnelles à celles que fournirait l'analyse factorielle pour les jeunes femelles

de l'Atlantique. Faute de matériel convenable, je n'ai pu vérifier cette hypothèse.

L'essai d'identification du facteur IV des femelles parasitées au facteur III des femelles normales n'est également pas très concluant. Il est représenté dans le graphique de la fig. 38. Les valeurs portées dans ce graphique pour les femelles normales sont celles des saturations obtenues lors de l'étude d'un échantillon de femelles préovigères récoltées dans le sud de la Corse (Santa-Manza près de Bonifacio).

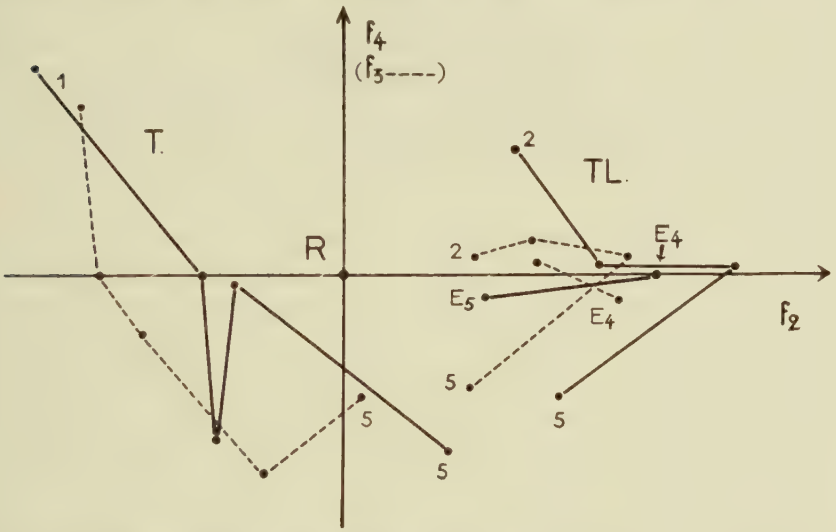

FIG. 38. — Comparaison graphique de la configuration factorielle F II-F III des femelles indemnes (préovigères de Corse) à la configuration F III-F IV des femelles parasitées.

Deux faits contribuent à vicier cet essai d'interprétation des facteurs donnés par l'analyse factorielle :

1) Le manque de données concernant les stades pubères jeunes et préovigères des populations de *Diogenes* de l'Atlantique, qui permettraient des comparaisons plus valables que les populations de la Méditerranée ; ces dernières étant probablement, racialement sinon spécifiquement distinctes de celles de l'Atlantique.

2) L'adoption de facteurs orthogonaux, alors qu'il n'y a que peu de chance pour que les deux facteurs correspondant respectivement aux équilibres de différenciation sexuelle normale et de « rattrapage d'état neutre » soient effectivement sans corrélation l'un avec l'autre. J'ai effectué plusieurs essais de transformation non orthogonale de la matrice

des facteurs centroïdes en adoptant arbitrairement, entre les facteurs I et II, divers coefficients de corrélation positifs ou négatifs, sans aboutir pour les divers facteurs à des séries de saturations présentant un meilleur parallélisme avec les séries de référence.

En résumé, si l'analyse factorielle, appliquée à l'étude des femelles parasitées de *Diogenes pugilator*, ne fournit pas de résultats aussi suggestifs et d'interprétation aussi immédiate que ceux obtenus dans l'étude de *Clibanarius erythropus*, elle n'en montre pas moins la grande complexité des équilibres morphologiques, qui se manifestent entre les diverses structures abdominales des femelles parasitées. Cette complexité contraste avec la relative simplicité des équilibres morphologiques mis en évidence chez les mâles parasités, et semble confirmer l'hypothèse d'un contrôle hormonal double des phénomènes de différenciation morphologique sexuelle chez des femelles Pagures et, probablement, de tous les Décapodes.

Chapitre XIII

DONNÉES SOMMAIRES SUR LES ÉQUILIBRES MORPHOLOGIQUES ABDOMINAUX CHEZ DIVERS PAGURINÉS ET DIOGÉNINÉS

Afin de rechercher si les phénomènes d'équilibres morphologiques doubles, mis en évidence sur les structures abdominales des femelles de *Clibanarius erythropus* et de *Diogenes pugilator*, étaient propres à ces deux espèces ou selon toute vraisemblance, constituaient un phénomène commun à toutes les espèces de Pagures, j'ai procédé à l'étude, plus ou moins sommaire, de six autres espèces. Les espèces étudiées appartiennent aux deux sous-familles de Pagures : *a*) Diogéninés : *Calcinus ornatus*, *Paguristes oculatus* et *Dardanus arrosor* ; *b*) Paguriné : *Pagurus prideauxi*, *Pagurus bernhardus* et *Catapaguroïdes timidus*.

Chez toutes ces espèces, on met aisément en évidence des équilibres morphologiques analogues, par leur forme générale et leur amplitude, à ceux observés chez *Clibanarius*, mais présentant diverses particularités dont l'étude comparée pourrait être utile pour préciser les relations phylogénétiques entre les divers groupes de Pagures.

A) *Calcinus ornatus* (Roux).

Ce petit Pagure est assez rare sur les côtes françaises méditerranéennes et son écologie est mal connue. Son habitat paraît être nettement moins littoral que celui de *Clibanarius erythropus*. En divers points des côtes méditerranéennes (Afrique du Nord, Sicile), il a été trouvé, et parfois en assez grand nombre, non dans des coquilles de Gastéropodes libres, mais dans des tubes de vermets fixés.

L'échantillon dont j'ai pu disposer comptait une quarantaine de femelles, préovigères pour la plupart, recueillies en divers points des côtes provençales, corses et sardes. L'étude isolée d'un échantillon aussi hétérogène et d'effectif aussi faible ne permet d'obtenir que des renseignements purement qualitatifs (amplitude et forme approximative des équilibres morphologiques). Néanmoins, on peut retrouver dans la structure factorielle, établie à partir de cet échantillon, diverses particularités caractéristiques, qui permettent d'admettre, jusqu'à plus ample informé, que les équilibres morphologiques abdominaux sont chez cette espèce très voisins ou même identiques à ceux mis en évidence chez *Clibanarius erythropus*. On note, en particulier, la prédominance du second facteur centroïde sur T_3 (largeur du tergite 3) et la disposition, approximativement dans un même plan, des vecteurs-test E_4, R et T_2.

L'amplitude de ces équilibres morphologiques est assez grande bien que nettement inférieure à celle observée chez *Clibanarius erythropus* du Cap Corse.

A cette similitude des équilibres morphologiques chez *Clibanarius* et *Calcinus* correspond une morphologie abdominale très semblable dans les deux genres.

B) *Paguristes oculatus* (Fabricius).

Ce Pagure, qui peut atteindre une assez grande taille, est très commun en Méditerranée, avec, semble-t-il, d'assez nombreuses races ou variétés locales se distinguant par la taille, la coloration ou de minimes détails morphologiques (Pesta, 1918 ; Bouvier, 1940 ; Mouchet, 1930, 1931 ; Forest, 1954 ; Codreanu, 1960). Le genre *Paguristes* peut être considéré comme « primitif » en raison de la persistance de pléopodes pairs à l'état adulte.

Chez les mâles, ces pléopodes (Pl. 1 et 2) sont transformés en appendices copulateurs analogues à ceux existant dans de nombreuses autres lignées de Décapodes Macroures, Brachyoures ou Anomoures. Chez les femelles, seule subsiste la première paire de pléopode (Pl. 1) ; ces appendices conservent, comme les stylets copulateurs des mâles, une position ventrale.

En relation avec la conservation des pléopodes 1 dans les deux sexes,

le premier segment abdominal, bien que très régressé, reste bien discernable et présente en particulier un écusson tergal bien sclérifié.

Les structures abdominales des femelles peuvent, par contre, être considérées comme très évoluées et atteignant, bien que par des dispositions morphologiques différentes, un degré de spécialisation ovigère analogue à celui réalisé chez *Dardanus*, *Petrochirus* et surtout *Aniculus*. La zone membraneuse séparant chez la plupart des Pagures les tergites abdominaux, se réduit considérablement entre les tergites 2 et 3 chez les femelles adultes ou ovigères de *Paguristes*. Ces deux tergites sont alors pratiquement jointifs. Dépendant apparemment du 4e segment abdominal, une large expansion membraneuse latérale ou « bractée protectrice » (Issel, 1908) recouvre vers l'avant les pléopodes 2, 3 et 4. L'ensemble constitue un « complexe ovigère » très caractéristique, mais qui n'est pleinement réalisé que chez les femelles adultes. Exceptionnellement, la bractée protectrice peut être présente, à l'état rudimentaire, chez des mâles, par ailleurs parfaitement normaux *.

Les pléopodes ovigères ressemblent à ceux de *Clibanarius* ou de *Calcinus*. Les pléopodes impairs 3, 4 et 5 des mâles, ainsi que le 5e pléopode non ovigère des femelles, ont un endopodite rudimentaire et très variable. Assez fréquemment, ces pléopodes à endopodite vestigial peuvent présenter un endopodite bien développé, analogue à celui des pléopodes ovigères des jeunes femelles.

Les équilibres morphologiques abdominaux chez les femelles préovigères et chez les mâles de *Paguristes oculatus* ont fait l'objet d'une étude sommaire (J. Altès, 1957) que je résumerai et compléterai brièvement ici.

On peut, à partir du tableau d'intercorrélations, extraire trois facteurs centroïdes, le troisième étant toutefois assez faible. Le facteur centroïde II est dominant sur T_3 comme chez *Clibanarius*, mais contrairement à ce que l'on peut observer chez cette dernière espèce, sa saturation sur T_2 est inférieure à celle sur T_4. La bractée protectrice (Br.) se comporte vis-à-vis du facteur II comme les pléopodes ovigères (saturation en F II positive). La structure factorielle paraît susceptible d'être interprétée de la même façon que celle de *Clibanarius erythropus*, bien qu'une des principales caractéristiques de cette dernière ; la situa-

* Une bractée analogue se retrouve chez *Paguropsis*, genre étroitement apparenté à *Paguristes* et dont l'unique espèce connue, *P. typicus* Henderson, présente des pléopodes impairs situés soit à droite soit à gauche (Boas, 1926).

tion dans un plan, après extraction de 3 facteurs, des vecteurs-test E_4 R et T_2, soit assez peu évidente chez *Paguristes*. Dans cette interprétation, la configuration factorielle étant orientée de façon que l'on ait F II_R = 0 et F III_{E_4} = 0, on obtient pour Br. une saturation en F III assez importante et de même signe que pour les Tl. Cette particularité permet également de rapprocher Br. de l'appendice abdominal de *Dardanus arrosor*.

Dans l'ensemble, malgré une spécialisation morphologique ovigère remarquable (en rapport probablement avec la présence d'œufs volumineux à développement direct), les équilibres abdominaux chez *Paguristes* paraissent assez voisins de ceux étudiés chez *Clibanarius*, *Calcinus* et *Diogenes*. En particulier, la « situation factorielle » des pléopodes paraît être la même chez ces quatre espèces. La morphologie des pléopodes, autant chez les mâles que chez les femelles, rapprochent *Paguristes* de *Clibanarius* et de *Calcinus*, mais l'éloigne nettement de *Diogenes*. L'étude des équilibres parasitaires chez *Paguristes* serait nécessaire pour préciser ces affinités.

C) *Dardanus arrosor* (Herbst).

Le genre *Dardanus* est représenté en Méditerranée par deux espèces de grande taille, faciles à distinguer par l'ornementation cuticulaire des chélipèdes et des péréiopodes, *D. arrosor* et *D. calidus*, très communes respectivement en Méditerranée occidentale et Méditerranée orientale.

Le genre *Dardanus* est remarquable par ses pléopodes trifurqués dont la rame supplémentaire paraît correspondre à une expansion de l'article basal de l'endopodite. Des pléopodes trifurqués, présentant parfois de très remarquables spécialisations ovigères, se retrouvent dans les genres voisins *Petrochirus* et *Aniculus* qui semblent constituer avec *Dardanus* un groupement systématique bien défini.

Chez les femelles de *Dardanus arrosor*, on observe, de plus, inséré sur la paroi abdominale, un peu en arrière du pléopode 4, un appendice charnu et faiblement sclérifié présentant par sa situation une certaine analogie avec la bractée des *Paguristes*, mais sans en atteindre les dimensions. Ces deux formations ont par ailleurs une structure anatomique très différente. L'appendice abdominal de *Dardanus arrosor*

présente une forme et des dimensions très variables et, exceptionnellement peut être absent. Cette formation peut se retrouver à l'état rudimentaire chez des individus mâles (fig. 39).

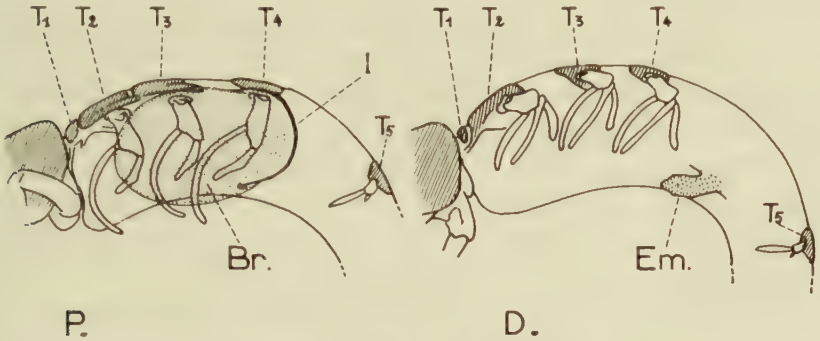

FIG. 39. — Abdomen et pléopodes ovigères chez *Paguristes* (P) et *Dardanus* (D). $T_{1, 2, 3, 4}$: tergites abdominaux ; Br. : bractée protectrice ; I. : insertion de la bractée sur l'abdomen ; Em. : appendice abdominal.

J'ai pu disposer pour l'étude de cette espèce d'un échantillon assez important (450 individus) provenant de la région de Sète et composé d'individus non ovigères (préovigères pour la plupart).

L'analyse du tableau d'intercorrélations correspondant à la totalité de l'échantillon, et établi en utilisant, comme dans les cas précédents, la série de mensurations (T_n, Tl_n, R et E_4) utilisée dans l'étude de *Clibanarius* ou de *Diogenes*, conduit à extraire trois facteurs centroïdes. L'examen de la configuration factorielle, à l'aide de la méthode des vecteurs étendus de THURSTONE, permet un certain nombre de constatations immédiates :

1) La structure factorielle considérée dans son ensemble ne diffère pas fondamentalement des structures factorielles étudiées chez *Clibanarius*, *Diogenes*, etc... ;

2) Le second facteur centroïde présente sa saturation la plus élevée sur T_2, ce qui rapproche *Dardanus* de *Diogenes* et des Pagurinés étudiés dans le paragraphe suivant ;

3) La disposition dans un plan des vecteurs-test T_2 R et E_4 n'est pas réalisée.

L'interprétation d'une telle structure factorielle doit donc être légèrement différente de celle adoptée pour *Clibanarius* et *Diogenes*. En

adoptant comme vecteur de référence T_2 et en lui attribuant la saturation 0 en F III, on est conduit à admettre pour E_4 une saturation faiblement positive en F II, mais par contre, une saturation importante en F III.

Faute de pouvoir examiner des populations de composition, d'âge moyen ou d'origine géographique différents, on peut extraire de l'échantillon total, des échantillons d'effectif moindre, diversement sélectionnés et étudier les transformations de la configuration factorielle. La comparaison des configurations factorielles avant et après sélection peut permettre de les orienter et de les interpréter. Dans le cas présent, j'ai sélectionné un échantillon composé des 150 plus grands individus de l'échantillon total.

Si, comme on le constate très généralement, la variance de F II tend à diminuer chez les grands individus (tendance à une « saturation » de la différenciation sexuelle ovigère), alors que la variance de F III paraît demeurer constante, il y aura dans cet échantillon sélection sur deux variables F I et F II. On observera donc des écarts importants et systématiques entre la configuration factorielle obtenue à partir de cet échantillon et celle prévue, en supposant une sélection sur F I seulement (l'axe F I étant supposé, comme précédemment, confondu avec le vecteur-test R). Le taux de sélection sur F II ainsi que la direction de cet axe ne sont pas connus, mais par comparaison graphique, on peut déterminer approximativement selon quelle direction a lieu la « compression » (shrinkage) de la configuration des vecteurs-test et cette direction doit correspondre à celle de l'axe F II.

On constate aisément (fig. 40) que l'axe F II ne peut se situer ni dans le plan E_4 R ni probablement dans le plan T_2 R. L'orientation la plus vraisemblable de l'axe F II est celle qui donne à E_4 une saturation en F II nulle (une saturation légèrement négative conviendrait également).

La transformation orthogonale adoptée ici pour les facteurs centroïdes correspond donc à $F\,I_R = 0$ et $F\,II_{E_4} = 0$. Cette transformation attribue à T_2 une saturation positive en F III et non pas approximativement nulle comme chez *Clibanarius* ou *Diogenes*.

Bien que ces données sommaires soient insuffisantes pour établir de façon précise la forme des équilibres morphologiques abdominaux chez *Dardanus arrosor*, elles montrent que ces équilibres diffèrent de façon assez sensible de ceux mis en évidence chez les autres genres de Dio-

géninés, *Diogenes* et *Clibanarius* en particulier. Ces différences qui portent essentiellement sur les modalités et, probablement, sur le déterminisme de la différenciation des pléopodes ovigères, seront examinées dans un chapitre ultérieur, à propos de la comparaison des pléopodes ovigères dans différents genres de Pagures.

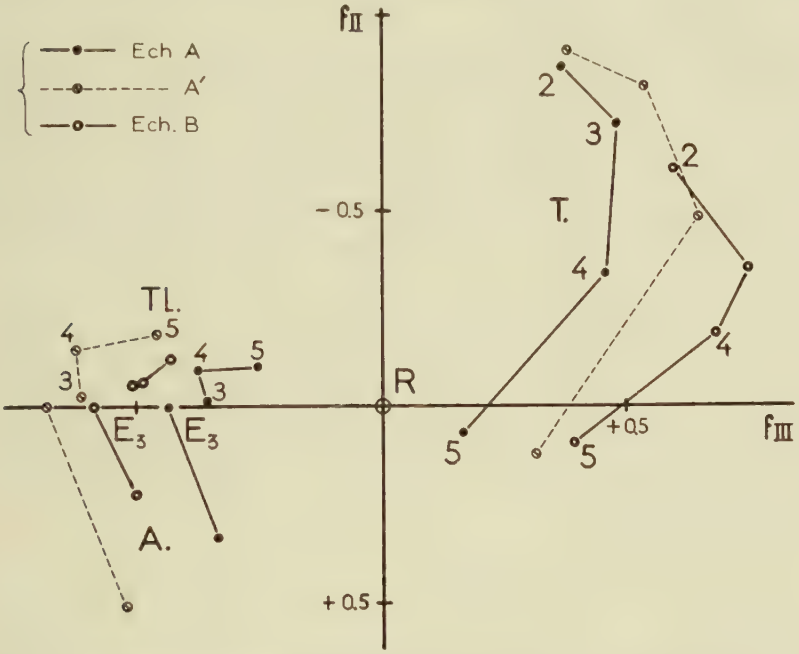

Fig. 40. — Configuration factorielle F II-F III chez *Dardanus arrosor*, éch. A. : échantillon total ; éch. B. : individus de grande taille ; A' : échantillon total après correction de sélection ($\rightarrow \widehat{\sigma_{R(A')}} = \sigma_{R(B)}$) Vecteurs-test normalisés.

La variance de l'expansion abdominale latérale de *Dardanus arrosor* relève à la fois du facteur III (avec le même signe que les pléopodes) et du facteur II, ce qui l'apparente à la bractée protectrice de *Paguristes oculatus*. L'homologie de ces deux formations reste néanmoins douteuse, et leur rôle physiologique est certainement différent.

D) *Pagurus prideauxi* Leach.

Les Pagurinés, à cause de la structure particulière de leurs tergites, constituent un assez mauvais matériel pour étudier les équilibres morphologiques abdominaux : les dimensions longitudinales des tergites

sont particulièrement difficiles à mesurer, en raison de l'absence de points de repère morphologiques stables et de l'absence de limite précise entre les régions sclérifiées et membraneuses des tergites. Ces difficultés sont particulièrement sensibles chez les petites espèces (ex. *Catapaguroïdes*) dont les tergites abdominaux sont très peu sclérifiés.

L'échantillon de *Pagurus prideauxi* (150 individus ovigères) étudié ici provient de la région de Sète.

L'analyse du tableau d'intercorrélations conduit à l'extraction de trois facteurs centroïdes. L'interprétation de la structure factorielle est assez malaisée. Les équilibres morphologiques abdominaux relèvent de deux facteurs d'importance comparable correspondant très certainement aux facteurs II et III identifiés chez les Diogéninés, mais difficile à distinguer l'un de l'autre. Le vecteur-test E est très voisin du vecteur-test R et ne peut servir de vecteur de référence pour orienter les axes F II et F III. Si l'on remplace E_4 par une mesure d'endopodite, le vecteur-test correspondant paraît s'écarter davantage de R. Malgré leur imprécision, ces résultats peuvent sans doute être pris en considération, car l'analyse de petits échantillons de *Pagurus bernhardus* et *Catapaguroïdes timidus* permet d'obtenir des configurations factorielles très semblables (fig. 41).

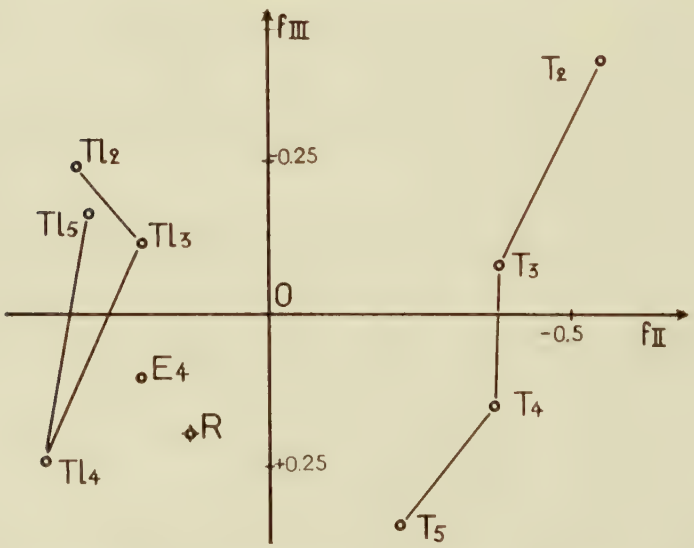

FIG. 41. — *Pagurus prideauxi*. Configuration factorielle f I-f II (facteurs centroïdes non transformés).

Ces configurations factorielles peuvent être comparées à celles obtenues dans l'étude de *Dardanus arrosor*. Dans les deux cas, le facteur II paraît être dominant sur T_2 et la variance des pléopodes ne semble relever que du facteur I et, de façon plus douteuse, du facteur III, pour autant que ce dernier puisse être défini.

On peut donc estimer que chez les Pagurinés comme chez les Diogéninés du type *Dardanus*, les pléopodes ovigères ne participent pas à l'équilibre majeur abdominal tel qu'il a été défini chez les femelles de *Clibanarius* ou de *Diogenes* (équilibre de facteur II). Ce fait semble bien établi pour les exopodites qui, chez les Pagurinés, ne jouent aucun rôle ovigère. Pour les endopodites, qui présentent une nette différenciation ovigère, cette conclusion est moins certaine, et une participation discrète aux équilibres abdominaux semble possible.

Chapitre XIV

LES DIVERSES MODALITÉS DU DÉVELOPPEMENT DES PLÉOPODES

A) Pléopodes ovigères.

Dans la sous-famille des Pagurinés, les pléopodes ovigères présentent une morphologie assez constante, ce qui confirme l'homogénéité depuis longtemps reconnue de cette sous-famille.

Dans la sous-famille incontestablement plus hétérogène et plus artificielle des Diogéninés, la morphologie des pléopodes ovigères est, au contraire, très variée.

Indépendamment des différences morphologiques, on peut constater chez les Pagures, l'existence de deux types de pléopodes nettement distincts : les pléopodes à rame exopodiale ovigère et les pléopodes à rame exopodiale non ovigère.

Parmi les genres à exopodites ovigères, *Clibanarius* et *Diogenes* se distinguent assez nettement l'un de l'autre. Bien que, dans ces deux genres, les pléopodes ovigères s'insèrent de façon apparemment semblable dans les équilibres morphologiques abdominaux normaux et parasitaires, on peut noter une différence importante dans la façon dont les appendices réagissent à la présence des Rhizocéphales.

Chez les femelles parasitées de *Clibanarius erythropus*, la dimension moyenne du pléopode 4 (définie par la longueur de l'exopodite E_4) ne dépasse pas 50 à 55 % de la dimension atteinte par ce même appendice chez les femelles ovigères, alors que le coefficient de féminisation abdominal moyen, calculé à partir des dimensions des tergites, est semblable dans les deux catégories d'individus (voir tableau VI).

Chez les femelles parasitées de *Diogenes pugilator*, la longueur

moyenne de ce pléopode est, au contraire, très voisine (80 à 95 %) de celle observée chez les femelles ovigères. Le léger écart enregistré pouvant être attribué à l'action propre du Rhizocéphale. Cette action (atrophie tératologique), limitée en général aux pléopodes 2 et 3, atteint assez souvent, de façon discrète, le pléopode 4.

Chez *Clibanarius*, les pléopodes, lors de leur différenciation ovigère, présentent, en plus d'une augmentation de leurs dimensions, d'importantes modifications dans la distribution des soies. Cette transformation de la chétotaxie est particulièrement bien marquée sur les exopodites. Chez *Diogenes*, les pléopodes ovigères ne subissent pas de transformations morphologiques sensibles et leur chétotaxie, semblable dans les deux sexes, est également peu modifiée.

L'interprétation la plus simple de ces faits me paraît être la suivante :

a) Chez *Clibanarius*, le développement des pléopodes ovigères relève d'un déterminisme double. Les pléopodes sont, d'une part, liés aux équilibres morphologiques abdominaux auxquels ils participent au même titre que les dimensions des tergites et, d'autre part, présentent un phénomène d'élongation supplémentaire indépendant des équilibres abdominaux et relevant directement des hormones ovariennes.

Si on se limite à l'étude d'une seule population de *Clibanarius*, ces deux phénomènes, en corrélation étroite, ne peuvent être distingués. Mais si l'on considère des populations d'origine géographique ou de structures différentes (ex. : populations de Marseille et du Cap Corse) on constate qu'à des dimensions semblables des pléopodes peuvent correspondre des coefficients de féminisation morphologique abdominale (= estimation de F II) différents ou inversement (tableau VI).

Chez les individus parasités, mâles ou femelles, les dimensions des pléopodes suivent l'évolution des autres dimensions abdominales, l'action du parasite se substituant approximativement à l'action ovarienne, mais l'élongation supplémentaire n'est pas réalisée, le parasite ne pouvant, à ce point de vue, suppléer à l'action spécifique de l'hormone ovarienne. Dans ce cas, les pléopodes des individus parasités n'atteignent pas les dimensions des pléopodes des individus ovigères normaux.

b) Chez *Diogenes*, les dimensions des pléopodes sont liées de façon similaire aux équilibres abdominaux, mais ne présentent pas de phé-

nomènes d'élongation supplémentaire. Dans ces conditions, il y a chez les femelles parasitées une substitution pratiquement complète de l'action du parasite à celle de l'ovaire, et les pléopodes de ces individus peuvent atteindre des dimensions voisines ou égales à celles des pléopodes des femelles ovigères.

Chez *Clibanarius*, les pléopodes ne présentent pas de différenciation sexuelle morphologique primaire, et les modalités de leur croissance ainsi que les dimensions maxima atteintes sont semblables chez les individus parasités, mâles et femelles. Chez *Diogenes*, du moins dans la race atlantique de *Diogenes pugilator*, l'existence de différences sexuelles primaires dans la structure des pléopodes et les modalités de leur développement semblent bien établies et les considérations précédentes ne s'appliquent donc qu'aux individus génétiquement femelles.

Les différences essentielles entre les modalités de la croissance et de la différenciation sexuelle des pléopodes chez *Clibanarius* et *Diogenes* sont schématisées dans la fig. 42 (B et C).

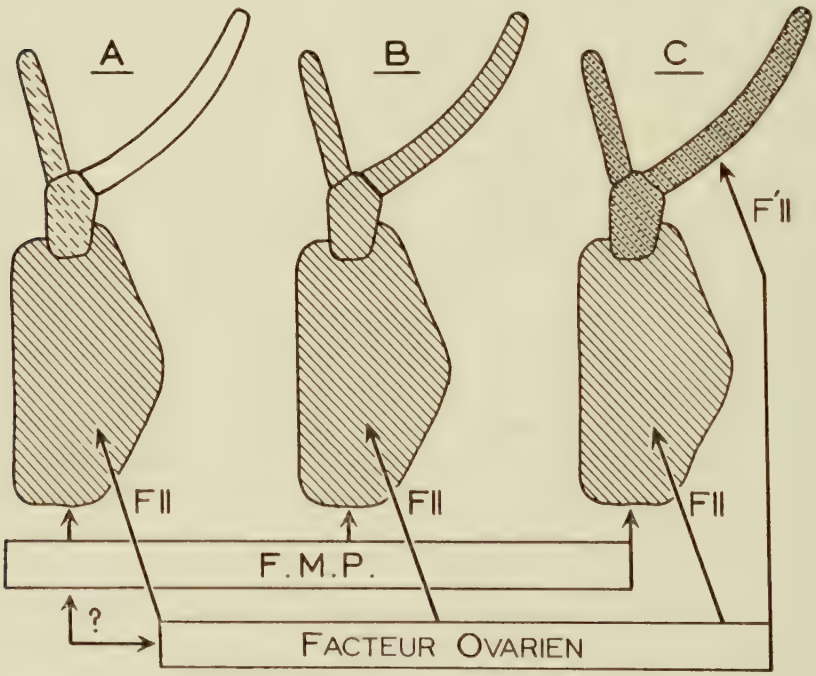

FIG. 42. — Modalités de la croissance et de la différenciation sexuelle des pléopodes ovigères. A : *Pagurus* ; B : *Diogenes* ; C : *Clibanarius*.

F.M.P. : facteur sub-masculinisant hypothétique, antagoniste du facteur ovarien (zone d'action en grisé) ; F' II : action élongatrice accessoire du facteur ovarien (chez *Clibanarius* seulement).

A défaut de l'observation d'individus parasités, on peut admettre, en se basant sur des analogies morphologiques, que les genres *Paguristes* et *Calcinus* présentent probablement des processus de développement des pléopodes analogues à ceux établis chez *Clibanarius*.

Les genres *Dardanus* et *Pagurus*, par contre, représenteraient un troisième type de développement des pléopodes. Chez ces Pagures, les équilibres abdominaux sont analogues à ceux établis chez *Diogenes* et *Clibanarius*, mais les pléopodes y participent d'une façon notablement différente. L'ensemble des éléments de chaque pléopode ovigère participe à l'équilibre morphologique accessoire (F III), mais seuls certains éléments participeraient, et de façon peu marquée, à l'équilibre principal (F II).

L'exopodite, non ovigère chez *Pagurus* ne paraît pas participer à l'équilibre principal, du moins si l'on admet la validité de l'interprétation proposée dans un chapitre précédent pour la structure factorielle mise en évidence chez *Dardanus arrosor*. L'endopodite ainsi que la rame endopodiale supplémentaire de *Dardanus* participent peut-être, quoique de façon assez discrète, à l'équilibre morphologique principal. Les quelques données concernant *Dardanus arrosor* et *Pagurus prideauxi*, exposées précédemment, sont d'ailleurs insuffisantes pour établir avec précision la forme des équilibres tergites-pléopodes dans ces deux espèces.

En résumé, les Pagures, ou tout au moins les genres européens, peuvent, au point de vue des modalités du développement des pléopodes ovigères, se répartir en trois groupes :

1) Type *Clibanarius* : Pléopodes à endopodite et exopodite ovigères, totalement liés aux équilibres morphologiques abdominaux et présentant un phénomène d'élongation supplémentaire indépendant de ces équilibres. A ce type se rattachent probablement divers autres genres, en particulier *Calcinus*, et, probablement, *Paguristes* ;

2) Type *Diogenes* : Pléopodes à endopodite et exopodite ovigères totalement liés aux équilibres morphologiques abdominaux, mais sans élongation supplémentaire ;

3) Type *Pagurus* : Pléopodes à endopodite ovigère et exopodite non ovigère, non liés, ou partiellement (?) liés aux équilibres abdominaux. A ce type se rattachent probablement tous les Pagurinés. Les

pléopodes de certains Diogéninés tels que *Dardanus* et les genres exotiques voisins, *Petrochirus*, *Aniculus*, etc... paraissent également appartenir à ce type, malgré leur plus grande spécialisation. Les pléopodes du type *Pagurus* représentent vraisemblablement la condition primitive des pléopodes de Pagures. Les types *Clibanarius* et *Diogenes* en seraient dérivés indépendamment.

De la confrontation de ces résultats avec les diverses classifications proposées pour la famille (ou super-famille) des Paguridés, on peut tirer les conclusions suivantes :

a) La sous-famille des Diogéninés, où l'on range actuellement tous les Pagures à maxillipèdes externes rapprochés à la base, représente un groupement hétérogène, ou du moins beaucoup plus diversifié que les Pagurinés ;

b) Le genre *Diogenes*, déjà bien caractérisé parmi tous les Pagures, par la présence d'une pièce interoculaire (Ortmann, 1910) voit son isolement systématique confirmé. La ressemblance des équilibres morphologiques tergites-pléopodes observés dans ce genre avec ceux observés chez *Clibanarius*, *Paguristes*, etc... résulte probablement d'un phénomène de convergence et non d'affinités réelles ;

c) Les autres Diogéninés, parfois groupés sous le nom de Dardaninés, représentent eux-mêmes un ensemble hétérogène : en particulier les *Clibanarius* et les formes affines (*Calcinus* et peut-être *Paguristes*) doivent être isolés des *Dardanus* et genres voisins (*Petrochirus*, *Aniculus*, etc...). Ces derniers qui peuvent être considérés, en raison de leur structure thoracique et branchiale, comme les plus primitifs des Diogéninés, sont également, par les modalités de leur différenciation ovigère abdominale, assez proches des Pagurinés.

B) Le pléopode 5 : variation et relations avec les équilibres morphologiques.

Le pléopode 5 des Pagures ne montre chez les femelles aucune différenciation ovigère ; néanmoins, ses variations paraissent, mais de façon inconstante, plus ou moins liées aux équilibres abdominaux. Les variations globales de dimension ainsi que les variations intrinsèques de ses

éléments (basi, endo et exopodite) sont remarquablement importantes. A partir des observations sur *Clibanarius*, *Diogenes* et *Paguristes*, je résumerai rapidement les divers aspects de la variation particulièrement complexe de ce pléopode chez les femelles adultes :

a) Participation aux équilibres abdominaux tergites-pléopodes. Cette participation peut être mise en évidence dans diverses populations de *Clibanarius*, mais non dans toutes. Chez *Diogenes pugilator*, E_5 peut présenter une saturation positive en F II généralement assez faible mais probablement significative dans certains cas (femelles préovigères de la Méditerranée et femelles ovigères d'Arcachon). Chez *Paguristes*, du moins dans l'échantillon étudié provenant de la rade de Marseille, l'exopodite paraît indépendant des équilibres abdominaux alors que l'endopodite, pourtant très réduit, présente une notable saturation positive en F II (J. Altès, 1957) ;

b) Variation intrinsèque des dimensions totales. Cet aspect de la variabilité du pléopode 5 est le plus constant et le plus facile à mettre en évidence. Dans tous les échantillons de *Clibanarius* étudiés, les corrélations $r_{E_5B_5}$, $r_{E_5En_5}$ et $r_{En_5B_5}$ sont plus élevées que celles entre les éléments du pléopode 5 et toute autre dimension abdominale. La même situation se retrouve, plus ou moins nettement, chez les femelles de toutes les espèces étudiées. On peut admettre l'existence d'un important « facteur local » contrôlant exclusivement les dimensions d'ensemble du pléopode 5 ;

c) Variations intrinsèques du basipodite, de l'endopodite et de l'exopodite : probablement importantes, mais non obligatoirement supérieures à celles des éléments des pléopodes ovigères.

d) Variations liées aux variations des éléments homologues des pléopodes ovigères. Ce type de liaison morphologique a pu être mis en évidence de façon assez nette à partir d'un échantillon de femelles ovigères de *Clibanarius erythropus* (voir chapitre v).

Le pléopode 5 est assez souvent porteur d'anomalies morphologiques plus ou moins marquées : la presque totalité de ces anomalies tendent à rapprocher sa morphologie de celle des pléopodes ovigères : augmentation générale de ses dimensions, présence d'un endopodite quand celui-ci est normalement absent (*Diogenes*), ou plus fort développement de celui-ci quand il est normalement présent (*Clibanarius*, *Pagu-*

ristes). Chez *Dardanus arrosor*, l'endopodite 5 peut présenter une ébauche de bifurcation. Il serait intéressant à ce point de vue de rechercher les éventuelles anomalies morphologiques présentées par le pléopode 5 dans des genres à pléopodes ovigères extrêmement différenciés tels que *Aniculus*.

Chapitre XV

LES ÉQUILIBRES MORPHOLOGIQUES ABDOMINAUX : RÉSUMÉ ET ESSAI D'INTERPRÉTATION

J'ai essentiellement étudié dans ce travail les équilibres morphologiques à grande amplitude qui s'observent entre les diverses structures abdominales des Pagures adultes chez les femelles ainsi que chez les individus parasités des deux sexes.

Chez les femelles adultes, et quelles que soient les espèces considérées, ces équilibres paraissent être doubles et relever essentiellement de deux facteurs distincts, ce qui peut être considéré comme la preuve de l'existence, dans les phénomènes de différenciation sexuelle femelle, de deux processus distincts, simultanés ou plus vraisemblablement successifs.

On peut distinguer un équilibre majeur (F II) et un équilibre accessoire (F III).

L'équilibre accessoire, assez constant d'un échantillon à l'autre et ne présentant aucune évolution lors des dernières phases de la différenciation sexuelle ovigère (chez *Clibanarius* du moins), peut être interprété comme représentant un équilibre morphologique résiduel, témoin d'une phase précoce de la différenciation sexuelle femelle. Une étude approfondie des stades jeunes, non entreprise ici, serait néanmoins nécessaire pour préciser cette interprétation.

La phase terminale, et la plus longue, de la différenciation morphologique femelle est parallèle à la vitellogenèse ; elle correspond à l'acquisition progressive de la morphologie abdominale adulte ovigère, et peut être considérée comme homologue de la différenciation des oostégites chez les Amphipodes ou les Isopodes. Cette différenciation s'effectue à un rythme très variable selon les individus et sa corrélation avec

la croissance générale est faible, ce qui détermine un ample équilibre morphologique entre les diverses structures abdominales.

Cet équilibre majeur (F II) non seulement se conserve, mais voit son amplitude s'accroître chez les femelles ovigères. Cette situation qui paraît propre aux Pagures indique, soit que l'état ovigère maximum (saturé) et stable tel qu'on peut l'observer réalisé chez de nombreux Décapodes et en particulier chez les Brachyoures, n'est pas atteint, soit qu'il n'y a pas chez les Pagures de limite définie à la différenciation morphologique ovigère.

Chez les individus parasités, mâles ou femelles, la morphologie abdominale tend vers un état voisin de celui des femelles ovigères. Il semble maintenant bien établi que ce phénomène correspond à la régression ou à la disparition des glandes androgènes chez les mâles, et à la régression des ovaires chez les femelles. Ce phénomène de « féminisation » ou de « castration » morphologique parasitaire peut être interprété comme une évolution spontanée des structures abdominales (ou de tout autre variant sexuel) vers un état neutre, prolongement (?) de l'état indifférencié initial, après élimination par le parasite du ou des contrôles hormonaux.

Cet état neutre théorique paraît être, chez les Pagures comme chez les autres Décapodes, voisin de l'état femelle ovigère. L'état femelle ovigère maximum n'est pas atteint chez les Pagures, sinon par une minorité d'individus, et il en est de même de l'état neutre des individus parasités. On ne peut donc préciser si la neutralisation parasitaire et la sexualisation femelle normale tendent, par des voies différentes, à réaliser un même état morphologique « limite » ou si cet état « limite » est différent dans les deux cas. Par ailleurs, chez *Clibanarius erythropus* du moins, l'examen des individus parasités, mâles ou femelles, les plus modifiés et la mise en évidence d'équilibres compensateurs chez les femelles parasitées permettent d'estimer, avec une forte probabilité, que l'état neutre limite vers lequel tend la morphologie abdominale des individus parasités, est commun aux deux sexes.

De nombreux travaux sur la castration parasitaire des Brachyoures par les Sacculines ont permis de constater que l'état, supposé neutre, de l'abdomen des individus parasités, pouvait, dans de nombreux cas, apparaître comme plus féminisé que celui des femelles ovigères. Dans ce cas, l'élargissement des tergites abdominaux des individus parasités, mâles ou femelles, peut être supérieur à celui observé chez les femelles

ovigères. Ces faits sont connus depuis longtemps (Giard, 1886 ; Potts, 1909 ; Guérin-Ganivet, 1911 ; Nilsson-Cantell, 1927, etc...) mais ont rarement fait l'objet d'une étude biométrique.

Parmi les observations récentes les plus précises, on doit noter celles faites par Veillet (1944). Cet auteur remarque, en particulier, que l'élargissement maximum de l'abdomen chez les femelles parasitées de *Carcinus maenas* se porte au niveau du 4e segment et non du 3e comme il est de règle chez les femelles normales. Ces observations prouvent que l'état neutre « limite » de l'abdomen des Brachyoures sacculinés est certainement différent de l'état ovigère maximum. On peut penser qu'il en est de même chez les Pagures. Chez *Clibanarius* pour une même taille et pour un degré de féminisation abdominale (= estimation de F II) égal, le tergite 3 est systématiquement moins étroit chez les individus parasités, mâles ou femelles, que chez les femelles indemnes, ovigères ou préovigères.

Il n'est pas possible, par ailleurs, de préciser dans le cas de *Clibanarius* si l'état neutre limite est situé « au-delà » (= plus féminisé) ou « en-deça » (moins féminisé) de l'état femelle ovigère, d'une part, parce que ces deux états ne sont jamais pleinement atteints et, d'autre part, parce que les équilibres morphologiques qui les caractérisent sont légèrement différents et ne permettent pas de les estimer quantitativement de façon rigoureusement comparable. On peut, cependant, constater que les individus parasités les plus modifiés offrent un degré de féminisation abdominale comparable à celui des femelles ovigères les plus fortement féminisées (fig. 31).

Ces considérations ne concernent pas les pléopodes pour lesquels les processus de féminisation normale et de féminisation parasitaire peuvent être, comme je l'ai indiqué dans le chapitre précédent, notablement distincts.

Le point de départ de la dernière phase de différenciation morphologique femelle n'est ni l'état neutre, ni l'état mâle adulte, mais un état morphologiquement intermédiaire entre les deux et, d'ailleurs, beaucoup plus proche de l'état mâle que de l'état neutre. On peut facilement constater chez *Clibanarius* que les moins féminisées des femelles préovigères et même certaines femelles ovigères (notamment parmi les femelles ovigères de première année des populations provençales) sont, par leur morphologie abdominale, beaucoup plus proches des mâles normaux que des femelles les plus féminisées ou que des individus

parasités les plus modifiés (abstraction faite, comme précédemment, des dimensions atteintes par les pléopodes ovigères).

Si l'on admet une identité morphologique initiale chez les mâles et les femelles, ainsi qu'une identité initiale des processus de croissance « asexuée », il devient nécessaire d'admettre chez les femelles l'existence d'un facteur hormonal assurant la réalisation d'un état femelle sub-masculin, à partir duquel s'effectue la différenciation femelle ovigère. La réalisation de cet état sub-masculin est probablement en relation avec la première phase de maturation des ovocytes, et est contrôlée soit par une hormone ovarienne distincte de l'hormone de maturité, soit, comme le suggèrent les travaux de Panouse (1943) et de nombreux autres expérimentateurs, par une hormone pédonculaire inhibitrice de la maturation des ovocytes. Quelle que soit l'hypothèse admise, ce facteur hormonal aurait un effet morphologique moins poussé, mais

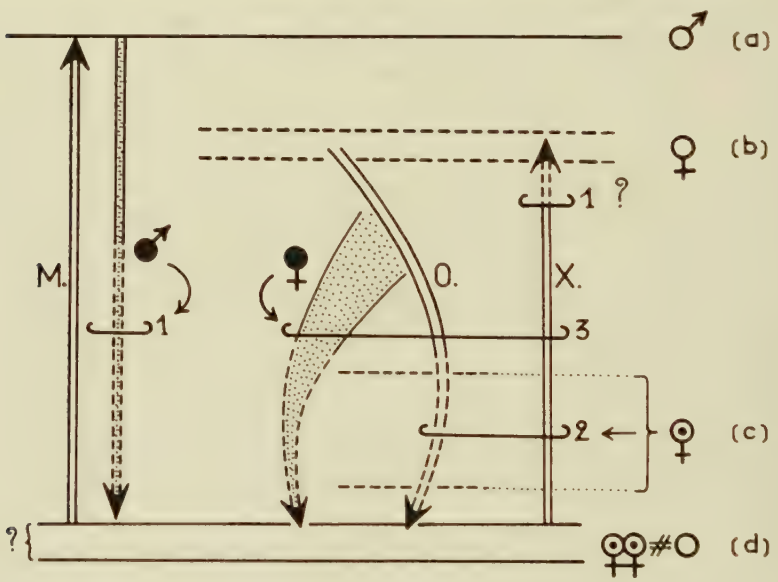

Fig. 43. — Représentation synthétique des équilibres abdominaux chez les Pagures femelles.

Horizontalement : niveaux de différenciation morphologique mâle (a), femelle juvénile (ou état sub-masculin) (b), femelle ovigère (c), neutre et hyperféminisé (d).

Flèches verticales : actions hormonales (ou actions antagonistes des parasites). Les actions normalement saturantes sont en trait continu, les actions non saturantes (→ équilibres morphologiques) sont en trait interrompu. En grisé : actions parasitaires.

Accolades horizontales : équilibres morphologiques de grande amplitude avec leur degré de complexité (1, 2 ou 3) :

M : facteur masculinisant des mâles (f. androgène).

O : facteur ovarien.

X : facteur sub-masculinisant hypothétique des femelles

grossièrement parallèle à celui du facteur masculinisant des mâles (fig. 43).

Il est probable que l'état femelle sub-masculin théorique, qu'il ne semble pas possible d'identifier directement, n'est pas un état saturé (ou état « limite ») analogue à l'état masculin normal des mâles, et présente une variabilité importante entraînant des équilibres morphologiques d'une certaine amplitude. Ces équilibres pourraient subsister de façon résiduelle au cours des dernières phases de la différenciation ovigère et correspondre à l'équilibre accessoire observé chez les femelles adultes.

Les équilibres tergites-pléopodes de faible amplitude et, d'ailleurs, assez mal définis, qui se manifestent chez les très jeunes femelles (1er et 2e stade femelle après les stades indifférenciés) ne paraissent pas pouvoir être identifiés à l'équilibre accessoire des femelles adultes. Ils sont plus proches, par leur forme générale de l'équilibre majeur (F II), des femelles adultes ou même des équilibres observés chez les mâles parasités.

Il est possible, bien que non valablement prouvé, que ces équilibres soient liés aux faibles transformations morphologiques qui, avec l'apparition des orifices génitaux, marquent la fin de la phase indifférenciée. On doit alors admettre dans la croissance post-larvaire des femelles quatre étapes successives, caractérisée chacune par l'existence d'équilibres morphologiques abdominaux particuliers.

1) Étape indifférenciée, commune aux deux sexes (quatre stades chez *Clibanarius*) ;

2) Étape de différenciation sexuelle juvénile, caractérisée par l'apparition des orifices génitaux et les premières modifications de proportion des tergites ;

3) Étape sub-masculine ;

4) Étape de différenciation abdominale ovigère, caractérisée par l'équilibre morphologique double à grande amplitude, identifiable dès les premiers stades de la vitellogenèse. Ces équilibres, semblables chez tous les Pagures en ce qui concerne les tergites abdominaux, présentent au niveau des pléopodes ovigères d'importantes différences exposées dans le chapitre précédent.

Les processus du développement des pléopodes ne sont pas iden-

tiques chez tous les Pagures, et il semble nécessaire de tenir compte de ce fait, d'une part, pour préciser les affinités systématiques des divers groupes de Pagures et, d'autre part, pour interpréter correctement certains aspects des phénomènes de castration parasitaire, la plupart des études de la castration parasitaire chez les Pagures, étant précisément basées sur l'observation des pléopodes.

Les équilibres morphologiques de très faible amplitude, mis en évidence chez les mâles, sont probablement sans aucune homologie avec les équilibres observés chez les femelles. La masculinisation morphologique, dont le déterminisme est beaucoup plus simple que celui de la féminisation, peut être considérée comme totalement réalisée chez tous les mâles normaux. Des équilibres morphologiques de masculinisation ne peuvent apparaître (du moins au niveau des structures abdominales) que chez les individus parasités. Ces équilibres parasitaires sont simples (un seul facteur en plus du facteur général de taille), ce qui s'accorde avec les théories actuelles du contrôle de la masculinisation morphologique et fonctionnelle par un seul facteur hormonal produit par la glande androgène.

Les équilibres morphologiques observés chez les mâles indemnes traduisent probablement l'existence d'une légère « variation coordonnée » des relations de croissance allométrique caractérisant l'état mâle normal (état limite ou saturé). Ces variations coordonnées peuvent être considérées comme étant contrôlées essentiellement par des facteurs génétiques. Elles sont importantes sur des structures qui, chez les mâles, sont régressées ou même vestigiales, comme les pléopodes et, en particulier, leurs endopodites. Les modalités de la variation des endopodites sont, à ce point de vue, très caractéristiques : quand ces appendices sont normalement développés (*Clibanarius*) leur variance propre est faible ; quand ils sont plus réduits (*Pagurus*) leur variance augmente. Enfin quand ils sont très réduits ou vestigiaux (*Dardanus* et surtout *Paguristes*) leur variance propre devient très importante.

BIBLIOGRAPHIE

1957. Altès (J.). — Étude statistique du développement post-larvaire des pléopodes chez *Paguristes oculatus* Fabr. (*C. R. Soc. biol.*, **151**, 585-587).

1959. — Variations des pléopodes et des tergites abdominaux chez les femelles ovigères de *Clibanarius erythropus* (Latreille). Comparaison de deux populations d'origines différentes (*Bull. Soc. Zool. France*, **84**, n° 5-6, 415-421).

1961. — Anomalies des pléopodes chez *Clibanarius erythropus* Latreille (*Ann. Fac. Sci. Marseille*).

1962. — Sur quelques parasites et hyperparasites de *Clibanarius erythropus* (Latreille) en Corse (*Bull. Soc. Zool. France*, **87**, n° 1, 88-99).

1941. Antipa (G.). — Marea Neagra (*Publ. Fond. V. Adamichi.*, **10**, n° 60, Acad. Româna, Bucuresti, 313 p., 62 fig., 6 pl.).

1937. Baal (I. van). — Biological results of the Snellius Expedition. II. Rhizocephala of the families Peltogastridae and Lernaeodiscidae (*Temminkia, Leiden*, **2**, 1-96, 3 pl.).

1947 *a*. Baffoni (G. M.). — Effetti del parassitismo da Rizocefali e Bopiridi sull'*Eupagurus Prideauxii* (Leach) (*Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **21**, n° 1, 36-49, 3 fig.).

1947 *b*. — Osservazione sulla trasformatio del sesso nei Crostacei Decapodi. (*Ibid.*, 132-147).

1959. — Annotazione comparative sull'azione prodotta dai Rizocéfali parassiti di *Eupagurus prideauxii* (*ibid.*, 237-255).

1931. Bauduin (H.). — Notes anatomiques sur le *Septosaccus cuenoti* (*Trav. Stat. Biol. Roscoff*, **9**, 11-24, 2 fig., 2 pl.).

1934. Bennati-Mouchet (S.). — Castration parasitaire de l'*Eupagurus prideauxii* par le *Peltogaster curvatus* (*Trav. Stat. Biol. Roscoff*, **12**, 9-19, 7 fig.).

1933. Bloch (F.). — Fécondation et maturation de l'œuf chez un Pagure (*Diogenes pugilator* Roux). (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **196**, 429-431, 4 fig.).

1937. — Contribution à l'étude des gamètes et de la fécondation chez les crustacés décapodes (*Trav. Stat. Zool. Wimmereux*, **12**, 181-279).

1926 *a*. Boas (J. E. V.). — Zur Kenntnis symmetrischer Paguriden (*K. Danske Vidensk. Selk. Biol. Meddel.*, **5**, n° 6, 1-52, 25 fig.).

1926 *b*. — Zur Kenntnis des Einsiedlerkrebse *Paguropsis* und seiner eigenartigen Behausung. (*Ibid.*, **5**, n° 7, 1-23).

1934. Borcea (I.). — Liste des animaux marins récoltés jusqu'à présent dans la région de la station d'Agigéa (Mer Noire). (*Ann. Sci. Univ. Jassy*, **19**, 402-407).

1927. Boschma (H.). — Bemerkungen über Rhizocephalen des Golfes von Neapel (*Pubbl. staz. Zool. Napoli*, **8**, 261-272, 5 fig.).

1958. — Notes on the Rhizocephalan parasite *Septosaccus Rodriguezi* (Fraisse) (*Arch. Neerl. Zool.*, **13**, (suppl. 1), 225-233, 5 fig.).

1963. Bourdon (R.). — Épicarides et Rhizocéphales de Roscoff (*Cah. Biol. Mar.*, **4**, 435-458).

1891. Bouvier (E. L.). — Étude de quelques Paguriens recueillis par M. J. de Guerne sur les côtes de France et de Norvège (*Mém. Soc. Zool. France*, **4**, 393-407).

1940. — Décapodes marcheurs. Sect. II. Anomoures (*Faune de France*, Paris, **4**, 110-179, 33 fig.).

1936. Brinkmann (A.). — Die nordischen Munidaarten und ihre Rhizocephalen (*Bergens Mus. Skr.*, **18**).

1938. Bulgurkov (K.). — Some fresh- and saltwater Decapoda from the vicinity of Varna and Sozopol (*Arb. Biol. Meeresstation Schwarzen Meer Varna*, Bulgarien, 7).

1951. Caspers (H.). — Quantitative untersuchungen über die Bodentierwelt des Schwartzen Meeres im bulgarischen Küstenbereich (*Arch. Hydrobiol. Stuttgart*, 45, 1-192, 66 fig., 32 tabl.).

1941. Carayon (J.). — Morphologie et structure de l'appareil génital femelle chez quelques Pagures (*Bull. Soc. Zool. France*, **66**, 95-122, 1 fig.).

1945. — Parasitisme du Pagure *Clibanarius misanthropus* (Risso) par le Rhizocéphale *Septosaccus cuenoti* Duboscq (*Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, **17**, 37-40, 2 fig.).

1928. Cekanovskaja (O.). — Modification des extrémités abdominales chez *Diogenes varians* Heller dans les cas de castration parasitaire (*C. R. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 381-382, en russe).

1954. Charniaux-Cotton (H.). — Découverte chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) d'une glande endocrine responsable (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **239**, 780-782, 1 fig.).

1956. — Existence d'un organe analogue à la glande androgène chez un Pagure et un Crabe (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **243**, 1168-1169).

1957. — Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* (Pall.) Crustacé Amphipode (*Ann. Sci. Nat. Zool.*, **19**, 411-560, 2 pl., 20 fig.).

1958. — La glande androgène de quelques Crustacés Décapodes et particulièrement de *Lysmata seticaudata*, espèce à hermaphrodisme protérandrique fonctionnel (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **246**, 2814-2817).

1940. Codreanu (R.). — Sur un Épicaride nouveau, *Parathelges racovitzai* n. sp., ecto-parasite abdominal du Pagure *Diogenes pugilator* de la Mer Noire (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **210**, 679-681, 2 fig.).

1941. — Sur les Pagures du littoral roumain de la Mer Noire et leurs Crustacés parasites (*Ann. Acad. Rom. Mem. Sect. St.*, s. 3, **16**, n° 26, 1-38, 1 pl.).

1960. — Sur quelques Pagures littoraux de l'Albanie et la présence du Rhizocéphale *Septosaccus cuenoti* Duboscq, 1911 dans l'Adriatique (*Rap. et Proc. verb. de la C.I.E.S.M.M.*, **15**, fasc. 2, 127-140, 7 fig.).

1959. Codreanu (R.), Codreanu (M.). — Données biologiques et statistiques sur un Pagure, *Diogenes pugilator* (Roux) de la Mer Noire et ses Crustacés parasites. Essai d'analyse de ses caractères sexuels (*Lucr. ses. stii. (Sept. 1956) Stat. Zoo. Mar. Prof. I. Borcea*, Univ. Al. I. Cuza, Jasi).

— — Sur plusieurs Bopyriens parasites branchiaux des Anomoures de la Mer Noire, de la Méditerranée et du Viêt-Nam (inédit).

1927. Cuénot (L.). — Contributions à la faune du Bassin d'Arcachon. IX. (*Bull. Stat. Biol. Arcachon*, **24**, 291-292).

1958. Dechancé (M.). — Caractérisation de la Glaucothoë et des premiers stades Pagures chez *Clibanarius misanthropus* (Risso), Crustacé Décapode Anomoure (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **246**, 839-842).

1958. Dechancé (M.), Forest (J.). — Les Glaucothoës de *Clibanarius erythropus* (Latreille) et de *Catapaguroides timidus* (Roux). Remarques sur le stade post-larvaire des Paguridés (*Bull. Soc. Zool. France*, **88**, 274-293, 30 fig.).

1884. Delage (Y.). — Évolution de la Sacculine (*Arch. Zool. exp. gén.*, **2**, sér. 2, 417-736, 9 pl.).

1907. Drzewina (A.). — Les variations périodiques du signe du phototropisme chez les Pagures misanthropes (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **145**, 1208-1209).

1910. — Contribution à la biologie des Pagures misanthropes (*Arch. Zool. exp. gén.*, sér. 5, **5**, 93-105).

1912. Duboscq (O.). — Sur les Peltogastridés des côtes de France : *Peltogaster* (*Chlorogaster*) *pruvoti* n. sp., *Peltogaster* (*Chlorogaster*) *delagei* n. sp., *Septosaccus cuenoti* n. sp., n. g. (*Arch. Zool. exp. gén.*, sér. 5, **9**, 9-15).

1952. Forest (J.). — Remarques sur les genres *Diogenes* Dana et *Troglopagurus* Henderson à propos de la description d'un Paguridae nouveau de la côte occidentale d'Afrique, *Diogenes mercatoris*, n. sp. (*Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, **28**, n° 11, 1-15, 15 fig.).

1955. Paguridés (*Exp. océan. Belge. Eaux côtières Afr. Atl. Sud.* 1949. *Rés. Scient.*, **3**, n° 4, 21-147, 32 fig., 6 pl.).

1956. — Sur une collection de Paguridae de la côte de l'Or (*Proc. Zool. Soc. London*, **126**, 335-367, 14 fig.).

1958. — Sur la nomenclature des Pagures des mers françaises (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, sér. 2, **30**, 94-100).

1956. Forest (J.), Guinot (D.). — Sur une collection de Crustacés Décapodes et Stomatopodes des mers tunisiennes (*Bull. Stat. Océan. Salammbô*, n° 53, 24-43, 5 fig.).

1877. Fraisse (P.). — Die Gattung *Cryptoniscus* Fr. Müller (*Arb. Zool. Zoot. Inst. Würzburg*, **4**, 289-290, pl. 12).

1886. Giard (A.). — De l'influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **103**, 84-86).

1874. Grebnitzki (N.). — Materialâ dlea fauna Novorossiiskago craia. Karzinologiceskia zametki (*Zap. Nov. Obs. Estetv.*, KIEV, **2**, 230).

1911. Guérin-Ganivet (J.). — Contribution à l'étude systématique et biologique des Rhizocéphales (*Trav. Sci. Lab. Zool. Physiol. Maritimes Concarneau*, **3**, n° 7, 27-97).

1908. Issel (R.). — Le metamorfosi dei paguridi e la brattea protettrice dei *Paguristes maculatus* Risso. (Nota preliminare) (*Atti Soc. Ligustica Sci. Nat. Geogr. Genova*, **19**, 12-17).

1910. — Richerche intorno alla biologia ed alla morphologia dei Crostacei Decapodi. Pt. I. Studi sui paguridi (*Arch. Zool. Italiana*, **4**, fasc. 3, 335-397, 3 pl.).

1940. Leachov (S.). — Les Décapodes de la Mer Noire près de Karadagh (*Trav. Stat. Biol. Karadagh. Kiev*, **6**, 123-134, 4 fig., 1 pl.).

1933. Miyashita (Y.). — Remarks on the secondary sexual characters of Brachyura (*Annot. Zool. Japon*, 14).

1938. Makarov (V. V.). — Décapodes Anomoures. In Stackelberg (A. A.) (ed.) : Faune de l'U.R.S.S. Moscou. Institut Zoologique de l'Académie des Sciences de l'U.R.S.S. Crustacés, vol. 10, n° 3, 117-232, 33 fig., 5 pl. (en russe, sommaire en anglais).

1956. Matthews (D. C.). — The probable method of fertilization in terrestrial hermit Crab based on a comparative study of spermatophores (*Pacif. Sci. Hawai*, **10**, n° 3, 303-309).

1930. Mouchet (S.). — Sur la biologie de *Paguristes ocellatus* (Fabr.) dans les environs de Salammbô (*Notes Sta. Océanogr. Salammbô*, **12**, 1-8).

1931. — Spermatophores des Crustacés Décapodes Anomoures et Brachioures, et castration parasitaire chez quelques Pagures (*Ann. Sta. Océanogr. Salammbô*, **6**, 1-203, 152 fig., 7 pl.).

1926. Nilsson-Cantell (C. A.). — Ueber Veränderungen der secundären Geschlechtsmerkmale bei Paguriden durch die Einwirkung von Rhizocephalen (*Arkiv Zool., Stockholm.*, **18**, n° 13, 1-21, 9 fig.).

1901. Ortmann (A. E.), Gerstaecker (A.). — Decapoda. in H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Arthropoden. Leipzig. C. F. Winterische Verlagshandlung. **5**, pt. 2, 752-1319).

1927. Pérez (C.). — Notes sur les Épicarides et les Rhizocéphales des côtes de France. I. Sur l'*Eupagurus bernhardus* et sur quelques-uns de ses parasites (*Bull. Soc. Zool. France*, **52**, 99-104).

1928. — (même titre) II. Nouvelles observations sur les parasites de l'*Eupagurus bernhardus*. III. *Eupagurus cuanensis* et ses parasites. IV. *Diogenes pugilator* et *Septosaccus cuenoti* (*Bull. Soc. Zool. France*, **53**, 523-528).

1931. — Sur les racines des Rhizocéphales parasites des Pagures (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **192**, 769-772, 5 fig.).

1932 *a*. — Sur quelques caractères différentiels des sexes chez le Bernard l'Hermite (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **194**, 1187-1189, 8 fig.).

1932 *b*. — Sur les petites différences sexuelles d'ornementation cuticulaire chez les Pagures (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **194**, 1515-1517, 6 fig.).

1932 *c*. — Caractères différentiels des sexes chez les Pagures du genre *Diogenes* (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **195**, 1044-1046, 12 fig.).

1932 *d*. — Anomalies intersexuelles ches les Pagures (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **195**, 1323-1325, 4 fig.).

1934. Notes sur les Épicarides et les Rhizocéphales des côtes de France. VIII. Infection simultanée des Pagures par un *Athelges* et un Rhizocéphale (*Arch. Zool. exp. gén.*, **75**, 541-565).

1935. — Titres et travaux scientifiques, fasc. II. Paris, Hermann.

1914. Pesta (O.). — Notizen über die Fauna der Adria bei Rovigno. Paguridea (Einsiedlerkrebse) (*Zool. Anz.*, **43**, 90-96).

1918. Die Dekapodenfauna der Adria. Versuch einer Monographie. Leipzig and Wien. Franz Deuticke, 500 p., 150 fig.

1953. Pike (R. B.). — The Bopyrid parasites of the Anomoura from British and Irish waters (*Journ. Linn. Soc. Zool. London*, **42**, n° 285, 219-237, 1 fig., 4 pl.).

1906. Potts (F. A.). — The modifications of the sexual characters of the hermit crab caused by the parasite *Peltogaster* (castration parasitaire of Giard) (*Quart. Jour. Micros. Sci.*, new ser., **50**, 599-621, 2 pl.).

1909. — Some phenomena associated with parasitism (*Parasitology*, 2, 42-56).

1924. Popov (W.). — Développement des spermatophores chez les *Diogenes varians* et *Clibanarius misanthropus* (*Bull. Acad. Sci. Leningrad.*, **18**, 85-104, 2 fig., en russe).

1929. — Rhizocephala and Bopyridae of the bay of Sebastopol (*Trav. Stat. Biol. Sebastopol, Acad. Sci. URSS., Leningrad*, **1**, 1-26, 1 pl.).

1942. Reinhardt (E. G.). — Studies on the life history and host-parasite relationship of *Peltogaster paguri* (*Biol. Bull.*, **83**, 401-415, 1 pl.).

1956. — Parasitic castration of Crustacea (*Exp. Parasitology*, **5**, 79-107).

1950. Reinhardt (E. G.), Buckeridge (F. W.). — The effects of parasitism by an Entoniscid on the secondary sex characters of *Pagurus longicarpus* (*Jour. Parasitol.*, **36**, 131-138, 1 fig.).

1945. Reverberi (G.). — La determination del sesso nei crostacei e i fenomeni della castrazione parassitaria (*Rend. Ist. Lombardo Sci. Lett. Milano*, ser. 3, **9**, 217-246, 10 fig.).

1949. — La « castratione parassitaria » e la determinazione del sesso nei crostacei (*Arch. Zool. Italiano*, **34**, supp ., 1-116, 50 fig.).

1898. Sowinski (W.). — Les Crustacés supérieurs (Ma acostracés) du Bosphore (d'après les matériaux recueillis par le Dr A. A. Ostroumov) (*Mem. Soc. Nat. Kiev*, **15**, 447-518).

1931. Shiino (M. S.). — Studies on the modification of sexua characters in *Eupagurus samuelis* caused by a rhizocepha an parasite *Peltogaster* sp. (*Mem. Coll. Sci. Kyoto*, **7** B, 63-101, 15 fig.).

1933. Teissier (G.). — Étude de la croissance de quelques variants sexuels chez *Macropodia rostrata* L. (*Bull. Biol. France-Belgique*, **67**, 401-443).

1935. — Croissance des variants sexuels chez *Maïa squinado* (*Trav. Stat. Biol. Roscoff*, fasc. 13, 91-130).

1938. — Un essai d'analyse factorielle. Les variants sexuels de *Maïa squinado*. (Biotypologie, **7**, 73-96).

1948. — La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique (*Biometrics*, **4**, 14-53).

1955 *a*. — Grandeur de référence et allométrie de taille chez *Maïa squinado* (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **240**, 364-366).

1955 *b*. — Sur la détermination de l'axe d'un nuage rectiligne de points (*Biometrics*, **11**, 344-356).

1955 *c*. — Allométrie de taille et variabilité chez *Maïa squinado* (*Arch. Zool. exp. gén.*, **92**, 221-264).

1950. Thompson (G. M.). L'analyse factorielle des aptitudes humaines. Paris, Presses universitaires.

1947. Thurstone (L. L.). Multiple-factor analysis. Chicago, The university of Chicago Press.

1960. Varèse (J.). — Sur la régénération des antennes de l'Isopode *Idotea baltica* (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **250**, 3399-3400).

1961. — Recherches sur la régénération des antennes de l'Isopode *Idotea baltica* Basteri Aud (*Ann. Fac. Sci. Marseille*).

1945. Veillet (A.). — Recherches sur le parasitisme des Crabes et des Galathées par les Rhizocéphales et les Épicarides (*Ann. Inst. Océan. Paris*, **22**, 193-341).

1958. Inversion sexuelle et glande androgène chez quelques Crustacés (*Bull. Soc. Sci. Nancy*, **17**, 200-203).

1953. Veillet (A.), Cornubert (G.), Démeusy (N.). — Hypothèses sur l'influence des pédoncules oculaires sur le déterminisme des caractères sexuels externes des Crustacés Décapodes (*C. R. Soc. Biol. Paris*, **147**, 1264-1265).

1958. Veillet (A.), Graf (F.). — Dégénérescence de la glande androgène des Crustacés Décapodes parasités par les Rhizocéphales (*Bull. Soc. Sci. Nancy*, **17**, p. .

1913. Zernov (S. A.). — Investigations biologiques dans la Mer Noire (*Mém. Acad. Sci. Petrograd*, **32**, 299 p., 7 fig., 2 cartes, 8 pl. ; en russe).

Jacques Altes. — « Étude comparée des variants sexuels abdominaux chez quelques Pagures. »

La variation des structures abdominales chez *Clibanarius erythropus* (Latreille) et *Diogenes pugilator* (Roux) est étudiée à l'aide de l'analyse factorielle centroïde. On met en évidence des « équilibres morphologiques » de grande amplitude dont la forme et la complexité diffèrent selon que l'on considère les mâles, les femelles ou les individus parasités par des Rhizocéphales. On distingue ainsi la féminisation morphologique normale de la pseudo-féminisation des individus parasités des deux sexes.

Jacques Altes. – « Étude comparée des variants sexuels abdominaux chez quelques Pagures. »

Die Variation der Abdominalstrukturen bei *Clibanarius erythropus* (Latreille) und *Diogenes pugilator* (Roux) wird mit Hilfe der zentroïden Faktorenanalyse untersucht. Es werden « morphologische Gleichgewichte » von grosser Schwankungsbreite hervorgehoben, die sich in Form und Kompliziertheit unterscheiden, je nachdem ob man die Männchen, die Weibchen oder von Rhizocephalen parasitierte Individuen betrachtet. Man unterscheidet auf diese Weise die normale morphologische Feminisation von der Pseudofeminisation der parasitierten Individuen beider Geschlechter.

Jacques Altes. — « Étude comparée des variants sexuels abdominaux chez quelques Pagures. »

The variation of abdominal structures in *Clibanarius erythropus* (Latreille) and *Diogenes pugilator* (Roux) was studied with the aid of centroid factorial analysis. It was shown that there are " morphological equilibria " of large amplitude, the form and complexity of which differ depending upon whether males, females, or individuals parasitized by rhizocephalans are being considered. It is possible to distinguish normal morphological feminization from pseudo-feminization of parasitized individuals of both sexes.

Le Directeur de la Publication : Georges Teissier.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ

État actuel de nos connaissances sur les Liriopsidae.

Vu et approuvé :

Paris, le 9 novembre 1964.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

MARC ZAMANSKY

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,

JEAN ROCHE

IMPRIMERIE F. PAILLART
ABBEVILLE

N° d'impr. : 9725
Dépôt légal : 1er trimestre 1966.